

SÉRIE A, N° 1061

N° D'ORDRE : 1903

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Jean PIVETEAU

1^{re} THÈSE. — LE PERMIEN DU SUD DE MADAGASCAR ET SA FAUNE DE VERTÉBRÉS QUADRUPÈDES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

1926, devant la Commission d'Examen.

MM. HAUG, *Président.*

RABAUD }
COMBES } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Jean PIVETEAU

1^{re} THÈSE. — LE PERMIEN DU SUD DE MADAGASCAR ET SA FAUNE DE VERTÉBRÉS QUADRUPÈDES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

1926, devant la Commission d'Examen.

MM. HAUG,	<i>Président.</i>
RABAUD	} <i>Examineurs.</i>
COMBES	

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

<i>Doyen..</i>	M. MOLLIARD, <i>Professeur</i> . Physiologie végétale.
<i>Doyen honoraire . . .</i>	P. APPELL.
<i>Professeurs honoraires.</i>	P. PUISEUX.
	V. BOUSSINESQ.
	A. JOANNIS.
	H. LE CHATELIER.
	H. LEBESGUE.
	A. FERNBACH.
<i>Professeurs.</i>	EMILE PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	G. KENIGS. Mécanique physique et expérimentale.
	E. GOURSAT. Calcul différentiel et calcul intégral.
	P. JANET Electrotechnique générale.
	F. WALLERANT Minéralogie.
	H. ANDOYER Astronomie.
	P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
	E. HAUG Géologie.
	Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE. Physique générale et radio-activité.
	M. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
	G. URBAIN Chimie minérale.
	Émile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathématique.
	L. MARCHIS. Aviation.
	Jean PERRIN Chimie physique.
	H. ABRAHAM Physique.
	E. CARTAN Géométrie supérieure.
	L. LAPICQUE Physiologie générale.
	E. VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations.
	A. COTTON Physique générale.
	J. DRACH. Application de l'analyse à la géométrie.
	Charles FABRY. Physique.
	Charles PÉREZ. Zoologie.
	A. LEDUC. Physique théorique et physique céleste.
	Léon BERTRAND. Géologie appliquée et géologie régionale.
	R. LESPIEAU Théories chimiques.
	E. RABAUD Biologie expérimentale.
	P. PORTIER. Physiologie comparée.
	É. BLAISE Chimie organique.
	P.-A. DANGEARD Botanique.
	C. MAURAIN. Physique du Globe.
	P. MONTEL Mécanique rationnelle.
	P. WINTREBERT. Anatomie et histologie comparées.
	O. DUBOSCO. Biologie maritime.
	M. TIFFENEAU. Chimie (Enseignement P. C. N.).
	G. JULIA. Mathématiques générales.
	A. JOB. Chimie générale.
	N Géographie physique.
	E. HÉROUARD. Zoologie.
	Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	G. SAGNAC. Physique théorique et physique céleste.
	E. PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.).
	V. AUGER. Chimie analytique.
	M. GUICHARD Chimie minérale.
	A. GUILLET Physique.
	C. MAUGUIN. Minéralogie.
	L. BLARINGHEM. Botanique.
	A. MICHEL-LÉVY. Pétrographie.
	A. DEREIMS Géologie.
	R. DONGIER. Physique du globe.

Secrétaire Daniel TOMBECK.

A MONSIEUR MARCELLIN BOULE

Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle.

Directeur de l'Institut de Paléontologie humaine.

A MA FEMME



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553825_0017

PALÉONTOLOGIE DE MADAGASCAR

XIII. — AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS

PAR

JEAN PIVETEAU

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

120, Boulevard Saint-Germain, 120

PALÉONTOLOGIE DE MADAGASCAR

XIII. — AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS

par Jean PIVETEAU

INTRODUCTION

Le présent travail traite de la géologie des formations sédimentaires permienes du Sud de Madagascar et de leur faune de Vertébrés quadrupèdes.

Ces deux sujets conduisent à un grand nombre de questions du plus haut intérêt qu'il ne m'a pas été possible de toutes aborder, sous peine de n'en faire qu'une étude sommaire ne correspondant pas à leur importance.

J'ai donc préféré me restreindre en étendue, afin d'étudier aussi à fond que possible les points de vue sur lesquels mes recherches et mes travaux me permettaient d'apporter un ensemble de faits nouveaux et en même temps suffisamment coordonnés pour faire un tout.

La partie géologique de ce travail se propose d'abord de faire connaître sommairement une région curieuse et encore bien peu explorée de notre grande colonie de l'Océan Indien, de fixer ensuite dans la série sédimentaire de cette région la position des gisements de Vertébrés dont la faune sera étudiée plus loin, de synthétiser enfin nos observations actuelles sur ce continent austral, dont les parties aujourd'hui disjointes portent les traces si visibles de la soudure primitive.

L'intérêt de l'étude paléontologique dépasse de beaucoup celui qui peut s'attacher à la description de formes nouvelles. Ce serait restreindre d'une façon bien mesquine le but de la Paléontologie que d'y voir une simple étude taxonomique ; d'ailleurs, pour donner de ces formes anciennes un tableau juste et une compréhension exacte, il est indispensable de les associer aux formes de la même période qui se pressent autour d'elles et aux types actuels qui les prolongent. Mon travail paléontologique peut donc se définir comme une étude de types anciens s'élargissant en un exposé de paléontologie générale et d'anatomie comparée. Et si j'ai cédé à l'attrait des vastes questions de morphologie et de systématique,

j'espère que le lecteur sentira toujours une unité profonde entre les points de vue divers qui auront été abordés au cours de ce travail.

Les difficultés matérielles qui, actuellement plus que jamais, rendent si difficile l'exécution des travaux de science pure, auraient empêché la réalisation de cette étude si des aides bienveillantes ne m'avaient soutenu et encouragé depuis le jour où je suis entré au laboratoire de Paléontologie du Muséum.

J'adresse tout d'abord l'expression de ma profonde gratitude à mon maître, M. M. Boule, qui, avec le plus grand désintéressement, m'a confié l'étude des magnifiques matériaux de la collection Colcanap dont il avait déjà entrepris l'examen, après les avoir préparés et fait mouler par l'habile directeur de l'atelier de moulage du Muséum, M. Barbier. De plus, M. Boule m'a fait obtenir une subvention qui m'a permis de couvrir une partie des frais de mon voyage à Madagascar. Au cours de la réalisation de ce travail, ses enseignements et ses conseils ne m'ont jamais manqué et sa bienveillance ne m'a jamais fait défaut. Il m'est particulièrement agréable de reconnaître ici tout ce que je lui dois.

Je remercie vivement M. Haug qui, après avoir été mon premier maître en géologie, a bien voulu me faire l'honneur d'accepter la présidence de cette thèse.

M. Lacroix a suivi mon travail avec beaucoup d'intérêt et ne m'a jamais ménagé ses conseils ; il m'a fait obtenir une subvention pour couvrir partiellement les frais de ma mission à Madagascar.

Je ne saurais oublier aussi ceux dont l'enseignement a eu tant d'influence sur la marche de mes travaux : M. Anthony qui m'a toujours fait profiter des magnifiques collections de son laboratoire ; M. Vialleton qui m'a si bien accueilli ; enfin MM. Lemoine, Joleaud et Teilhard de Chardin. Au laboratoire de Paléontologie du Muséum j'ai toujours rencontré auprès de M. Cottreau, de M^{lle} Cintract, de M. R. Vaufrey, la plus vive cordialité. MM. Jullien, Merle et Bonnefond m'ont fait profiter de leur connaissance profonde de Madagascar.

A Madagascar, des concours dévoués m'ont aidé à accomplir ma mission. J'adresse l'expression de ma gratitude à M. le gouverneur général Olivier pour l'intérêt qu'il a bien voulu me témoigner. M. H. Berthier, secrétaire général du gouvernement général, dont l'amitié m'a été particulièrement précieuse, m'a fait accorder les moyens matériels nécessaires pour parcourir une région difficilement accessible, dans l'exploration de laquelle j'avais été guidé par les conseils de M. H. Perrier de la Bathie. Enfin, je tiens à exprimer ma vive reconnaissance à mon excellent ami Eugène Jamet. Il m'a accompagné dans les parties les plus difficiles de mon itinéraire et m'a communiqué toutes les observations géologiques qu'il avait pu faire dans une région que nul ne connaît mieux que lui.

PREMIÈRE PARTIE

GÉOLOGIE

GÉNÉRALITÉS

L'histoire géologique des formations sédimentaires de la partie occidentale de Madagascar est l'histoire du comblement de dépressions creusées, dès la fin des temps primaires, dans le massif cristallophyllien qui constitue le noyau de l'architecture de l'île.

L'une de ces dépressions, que l'on peut appeler, du nom des deux principales villes qui s'y sont développées, bassin de Morondava-Tuléar, s'étend, entre le canal de Mozambique à l'Ouest et le plateau central à l'Est, du cap Saint-André au cap Sainte-Marie.

Les épisodes de sédimentation marine n'y commencent, d'une façon bien certaine, qu'à partir du Jurassique inférieur. Ils se poursuivent jusqu'à la fin du Nummulitique et se traduisent, dans le paysage actuel, par une succession d'affleurements, disposés en auréoles à peu près concentriques. Le fleuve Onilahy les recoupe selon une percée conséquente, et ses affluents, cours d'eau subséquents, déterminent par leur action érosive un régime de « côtes » épousant naturellement la direction des bandes sédimentaires et correspondant à la différence de nature de leurs éléments lithologiques.

Dans ce bassin de Morondava-Tuléar (et aussi dans ceux de Majunga et de Diégo-Suarez), entre les premiers dépôts marins bien datés et le massif cristallophyllien central, s'étend une puissante formation gréseuse, qui, pendant longtemps, n'a fourni aucun reste fossile. Cependant, il y a quelques années, les recherches du capitaine Colcanap ont amené la découverte à la partie inférieure de cette formation, dans la région de Benenitra, d'une faune et d'une flore permienes. Cette région fossilifère, à laquelle est consacrée la présente étude, s'étend de part et d'autre du tropique du Capricorne, se prolongeant d'ailleurs plus vers le Sud que vers le Nord (fig. 1).

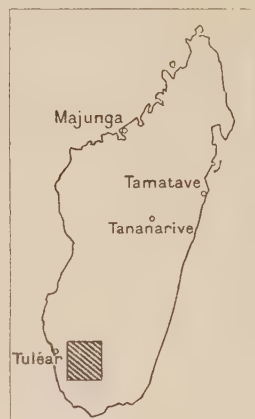


Fig. 1. — Carte générale de Madagascar.

La région recouverte d'un grisé correspond au bassin permien.

Je vais tout d'abord en préciser les limites géographiques et en décrire les principaux aspects.

Limites et aspects géographiques de la région permienne. — Au pied de l'Horombé et de l'Isalo, affleure, dans la région de Benenitra, le bassin sédimentaire permien. Il correspond à une dépression dans la topographie et offre un profond

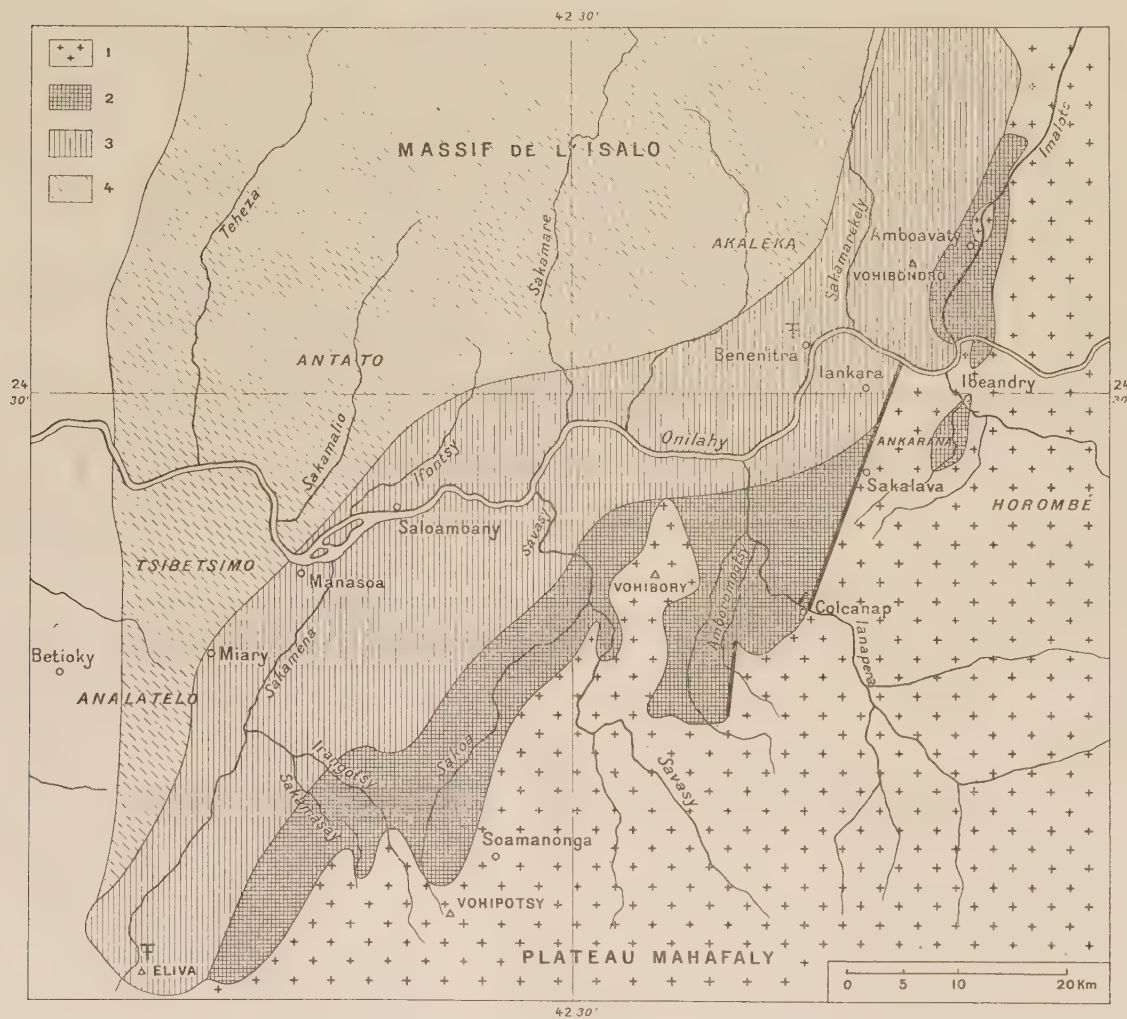


Fig. 2. — Esquisse géologique de la région permienne.

1. Région cristallophyllienne. — 2. Couches à *Gangamopteris* et couches rouges. — 3. Grès à Amphibiens et à Reptiles. — 4. Grès grossiers et bigarrés.

contraste par ses quelques lambeaux de verdure et son modelé adouci avec la solitude monotone du vieux massif cristallin central et les formes déchiquetées du plateau de l'Isalo. Formant un cap métamorphique, se détache en son milieu le massif du Vohibory (690 mètres), tandis que dans le Sud se profile le Vohipotsy, grande colline allongée, de 600 mètres d'altitude environ (fig. 2).

Quand on va de l'Est à l'Ouest, le passage de la région cristalline à la région sédimentaire se fait d'une façon rapide, par une brusque dénivellation. Joignons par une ligne qui est sensiblement droite et de direction Nord-Sud, les villages de Iankara, Sakalava ambany et Colcanap. A l'Est de cette ligne s'étend le paysage des gneiss : larges formes arrondies, vastes ondulations ; à l'Ouest, ce sont les buttes gréseuses permienes facilement attaquées par l'érosion.

Le plateau de l'Isalo, par sa terminaison en falaise, sur la rive droite de l'Onilahy, indique non moins nettement vers le Nord la limite de la région que nous allons étudier. Mais ici, il faut tenir compte de la présence d'un diverticule formé par les couches sédimentaires de base, qui prolonge celles-ci vers le Nord, entre l'Isalo et l'Horombé, le long du massif cristallin. Nous les suivrons jusqu'à Ranohira.

A l'Ouest, c'est un prolongement du plateau de l'Isalo, séparé de la masse principale par la percée conséquente de l'Onilahy, qui borde les affleurements permienes. D'ailleurs, au fur et à mesure que l'on va vers le Sud, cette zone gréseuse de l'Isalo est peu à peu recouverte en transgression par des sédiments plus récents et, près du village d'Ampasindava, aux sources du Menarandroy, c'est le Crétacé qui limite la région permo-triasique. Enfin, se raccordant d'une part au plateau calcaire éocène, d'autre part à l'Horombé, la pénéplaine cristallophyllienne du pays mahafaly ferme, vers le Sud, le quadrilatère qui circonscrit la région permienne.

La dépression périphérique. — La région dont nous venons de tracer les contours se prolonge le long du massif central, creusant un long couloir entre la région cristallophyllienne et la zone des sédiments plus récents.

Cette dépression, signalée d'abord par E.-F. Gautier sous le nom de vallée triasique, puis par H. Perrier de la Bathie sous le nom de vallée permo-triasique, a été l'objet de vives discussions quant à son origine et à sa nature. Elle n'a pourtant rien d'énigmatique et des dépressions analogues se rencontrent partout où un massif ancien, préalablement réduit à l'état de pénéplaine par l'érosion, puis recouvert par un manteau sédimentaire discordant, commence à être dégagé de cette couverture. Il s'agit là d'un phénomène général, caractéristique d'un type d'évolution du relief, et pour lequel on peut adopter le nom de dépression périphérique.

La vallée de l'Onilahy se présente comme une percée conséquente, œuvre d'un fleuve coulant suivant la pente des couches sédimentaires à une époque où celles-ci s'étendaient davantage sur le massif central. L'Onilahy a tendance à enfoncer son thalweg dans le substratum cristallophyllien, car la pente de la pénéplaine ancienne paraît plus forte que celle du profil d'équilibre vers lequel tend la rivière. Cet approfondissement de la percée conséquente a pour résultat un affouillement plus considérable des affluents subséquents. Une large dépression périphérique est alors creusée et la pénéplaine ancienne peu à peu dégagée. Dans la région d'Ampasindrasoa, l'Imaloto a atteint en certains points cette pénéplaine antépermienne et enfonce son thalweg dans le substratum gneissique ainsi mis à jour.

On peut donc parler, dans cette zone de contact du cristallin et du sédimentaire, d'un réseau hydrographique surimposé.

Une telle genèse de la dépression périphérique s'applique à la région située entre Benenitra et Ranohira. Dans la région de Ranohira, le déblaiement est l'œuvre des affluents subséquents du Mangoky : le Menamaty et le Sakavy.

Sur la rive gauche de l'Onilahy, de Benenitra à Colcanap, nous avons une structure un peu différente : à un régime de structure discordante fait place un régime faillé, qui se traduit, dans la topographie actuelle, par un accident assez important. Le travail des rares cours d'eau conséquents coulant sur la pente de l'escarpement n'a point encore diminué l'amplitude de la dislocation, et j'ai pu observer une rupture de pente dans le profil longitudinal d'un des affluents du Ianapera, le Beambatry, entre Colcanap et Ankilimarovatsy. L'action combinée de la faille et des affluents de gauche de l'Onilahy : Ianapera, Sakoa-Savasy, Sakamena, a déblayé très largement la zone permienne, qui s'étend ainsi, au Sud de l'Onilahy, beaucoup plus largement qu'au Nord.

Historique des travaux géologiques. — Cet exposé historique étant limité à l'énumération des travaux portant sur la région de Benenitra sera évidemment très court, les difficultés d'accès, toujours grandes, n'ayant permis qu'à un petit nombre de voyageurs de traverser cette contrée.

Il y a bien longtemps que l'on a montré l'analogie lithologique de la formation gréseuse qui, à Madagascar, recouvre le plateau cristallophyllien central, avec la série africaine du Karroo. Suess (1) émit le premier l'idée que Madagascar avait fait partie intégrante du continent de Gondwana, mais il ne put appuyer son opinion sur aucun argument paléontologique.

En 1906, un officier français qui a beaucoup fait pour l'exploration scientifique de Madagascar, le capitaine Colcanap, commençait à étudier, sur les conseils de M. Boule, la base de cette série gréseuse dans l'espoir d'y trouver des restes fossiles. Ses recherches ne devaient pas tarder à être fructueuses et M. Boule, qui étudiait les matériaux recueillis, pouvait annoncer en 1908, dans une note à l'Académie des sciences (2), l'existence d'une flore et d'une faune permienne à Madagascar. La flore était représentée par une empreinte foliaire de *Glossopteris*, la faune par des restes de Reptiles rapprochés par M. Boule de formes européennes comme *Palæohatteria* et *Protorosaurus*, de formes africaines comme *Saurosternon*.

Le capitaine Colcanap, poursuivant activement ses recherches, découvrait bientôt un niveau à charbon (3) et augmentait ses trouvailles paléontologiques de pièces

(1) ED. SUESS, La face de la terre, traduction française, t. I, p. 531.

(2) M. BOULE, Sur l'existence d'une faune et d'une flore permienne à Madagascar (*C. R. Acad. Sc.*, CXLVII, 1908, p. 502-504).

(3) M. BOULE, Découverte de la houille à Madagascar par le capitaine Colcanap (*Ibid.*, CXLVII, 1908, p. 818-819).

d'une admirable conservation, signalées par M. Boule au *Bulletin de la Société géologique de France* (1). Ces restes fossiles comprenaient : un Poisson rapporté au genre *Atherstonia*, une mandibule d'un Amphibien rapproché, par M. Boule, d'*Eryops* et d'*Actinodon*, et enfin un grand nombre de Reptiles.

Dans cette même note, M. Boule signalait l'existence de tillites à la base de ces formations permienues. Malheureusement, la maladie et la mort arrêtaient en pleine force l'activité scientifique du capitaine Colcanap, tout au début de l'œuvre qu'il avait entreprise avec tant d'ardeur et de dévouement.

Cette œuvre n'était point pour cela interrompue. H. Perrier de la Bathie (2) publiait, en 1910, une étude d'ensemble sur la bordure sédimentaire du massif cristallin, dans laquelle des observations du plus haut intérêt étaient accompagnées d'un essai de synthèse qui n'a rien perdu de sa valeur. A peu près à la même époque, Giraud (3) donnait, dans son rapport de mission à Madagascar, quelques détails sur la région étudiée ici.

La découverte du charbon pouvait présenter, pour l'avenir économique de la colonie, une importance capitale. M. Bonnefond, alors chef du service des Mines de Madagascar, chargea M. Évesque, contrôleur des Mines, de l'étude des affleurements reconnus. Divers travaux (galeries, travers-bancs) furent entrepris, malheureusement dans des conditions défectueuses et, depuis quelques années, toute tentative d'exploitation a été abandonnée.

Cependant, les études géologiques sur la région de Benenitra se poursuivaient. En 1919, H. Perrier de la Bathie (4) apportait une contribution nouvelle et très importante à la connaissance stratigraphique du Permien. Il établissait avec une précision remarquable les divers niveaux de la formation gréseuse et, en découvrant des empreintes de *Gangamopteris* (5), apportait un argument paléontologique resserrant encore les liens paléogéographiques de Madagascar et des autres portions du continent de Gondwana, et permettant aussi une plus grande précision dans l'étude stratigraphique.

En plus de ce mémoire de Perrier de la Bathie, on peut trouver un grand nombre de renseignements sur la région permienne dans l'œuvre monumentale de M. Lacroix, la *Minéralogie de Madagascar* (6).

En terminant, je tiens à signaler un dernier travail, encore inédit, et qui fait honneur à son auteur : une carte structurale à 1/100 000, dressée par M. Eugène Jamet. Sans aucune aide officielle, M. Jamet a d'abord exécuté des levés très précis,

(1) M. BOULE, Sur le Permien de Madagascar (*Bull. Soc. géol. Fr.*, 4^e série, t. X, 1910, p. 314-315).

(2) H. PERRIER DE LA BATHIE, Notes sur la vallée permo-triasique, etc. (*Bull. écon. Mad.*, 1910, p. 199-235).

(3) J. GIRAUD, Rapport de mission à Madagascar (*Nouv. Arch. Miss. scient. et litt.*, 1914, p. 1-47).

(4) H. PERRIER DE LA BATHIE, Au sujet des plus anciennes couches de la série sédimentaire du versant occidental (*Bull. Acad. malgache*, t. IV, 1918-1919, p. 218-221).

(5) P.-H. FRITEL, Sur la présence des genres *Gangamopteris* McCoy et *Schizoneura* Schimper et Mougéot dans les grès de l'Ankazomanga (Sud de Madagascar) (*C. R. Acad. Sc.*, CLXI, 1920, p. 963-965).

(6) A. LACROIX, Minéralogie de Madagascar, 3 vol., Paris, 1923.

dans une région où la cartographie est rudimentaire, parfois inexistante. Il a reporté sur ces tracés les contours des divers affleurements, établissant ainsi, pour une région mal connue, un instrument de travail de première importance. Enfin, au cours de ses recherches géologiques, il a découvert, dans le bassin de la Sakoa, le prolongement des couches à charbon qui n'étaient alors connues que dans le bassin de l'Imaloto et le bassin du Ianapera.

Telle est, brièvement résumée, l'œuvre de mes devanciers (1).

Le travail que je présente ici n'a point la prétention d'être une monographie du Permien du Sud malgache. Pour mener à bien une telle entreprise, il faudrait une base topographique précise qui fait encore défaut à Madagascar.

J'ai surtout cherché à établir les grands traits du cadre physique dans lequel se sont développées les formes animales dont l'étude constitue la principale partie de ce mémoire. D'autre part, les données récentes sur les faunes de Reptiles du Karroo et la revision attentive des listes de fossiles qui en ont été publiées m'ont permis d'aborder utilement les comparaisons stratigraphiques entre Madagascar et l'Afrique australe et, par delà, avec les autres parties du continent de Gondwana.

Je ne me dissimule pas les lacunes et les imperfections de cet essai : ce n'est que l'ébauche d'un des plus intéressants chapitres de la géologie de Madagascar.

Relations entre les terrains sédimentaires et les terrains cristallins dans le Sud de Madagascar. — Les récits des premiers voyageurs signalent la chute rapide du massif cristallin sur les terrains sédimentaires de l'Ouest et décrivent cette falaise à pic, dont l'abrupt, selon l'expression de Baron, donne le vertige (2). Ces impressions de voyage se traduisirent, dans le domaine géologique, par la croyance à une vaste faille, séparant, du Nord au Sud de l'île, les terrains sédimentaires du plateau central. Ainsi, Giraud, dans son rapport de mission, déclare que de l'Onilahy à la région d'Ankavandra, « une longue faille effondre les terrains sédimentaires au pied de la bordure (bongo-lava) du massif ancien ». Pour cet auteur, « Madagascar est formé par un horst central de terrains cristallophylliens, autour duquel des effondrements par failles se sont produits ».

Cependant, à peu près à la même époque, H. Perrier de la Bathie (3) arrivait à une conception un peu différente des relations entre les deux catégories de terrains, et déclarait que la bordure des terrains sédimentaires était représentée par un faisceau de failles avec des points de superposition normale. M. Merle (4)

(1) On trouvera une excellente mise au point et une bibliographie très complète dans : PAUL LEMOINE, Handbuch der regionalen Geologie, VII. Band, 4. Abteilung, Madagascar. Heidelberg, 1911, p. 43.

(2) On trouvera dans ED. SUSS, La face de la terre, traduction française, t. I, p. 528, la liste des principales publications décrivant cette « falaise ».

(3) H. PERRIER DE LA BATHIE, Notes sur la vallée permo-triasique, etc. (*Bull. écon. Mad.*, 1910, p. 199-235).

(4) A. MERLE, Explorations minières dans le Centre et l'Ouest de Madagascar, Paris, 1912.

admettait aussi la superposition normale dans la région d'Ankavandra, que M. P. Lemoine avait déjà indiquée dans le Nord de l'île (1).

En 1919, H. Perrier de la Bathie insistait à nouveau sur la superposition normale qui est la règle et donnait une longue liste des points où il avait observé cette superposition. Enfin, plus récemment, MM. L. Bertrand et L. Joleaud (2) montraient que, entre la Betsiboka et la Tsiribihina, on observe presque toujours un contact stratigraphique régulier, les couches sédimentaires reposant en discordance sur les terrains cristallins.

Superposition normale. — J'ai suivi pas à pas cette zone de contact, de Ranohira au Mont Éлива, et, sur ce long espace, j'ai pu observer en de nombreux points, dont beaucoup correspondent sans doute à ceux signalés par H. Perrier de la Bathie, la superposition de la série sédimentaire à la série cristalline. Je vais énumérer ces différents points en allant du Nord vers le Sud, et en donnant, pour chacun d'eux, la succession des niveaux.

1. Au confluent des rivières Amboavaty et Imaloto, au Nord de Benenitra, on relève la série suivante : gneiss; conglomérat à gros blocs empruntés en grande partie à la roche sous-jacente; grès grossiers.

2. Au confluent de l'Imaloto et de l'Onilahy, en aval de Benenitra, on observe la même succession avec la même superposition.

3. Quand on passe sur la rive gauche de l'Onilahy, il faut descendre jusqu'au village de Colcanap, situé au confluent du Ianapera et du Belobaka, pour observer à nouveau une superposition. L'Ianapera a profondément creusé les grès de base, et l'on peut trouver, sur ses rives, de magnifiques coupes naturelles qui permettent d'observer de la façon la plus nette une superposition normale du sédimentaire sur le cristallin.

4. Enfin, quand on suit de Colcanap au Mont Éлива la bordure du massif cristallin, partout où les cours d'eau donnent de bonnes coupes naturelles, on observe une superposition normale (sauf sur l'Amborompotsy).

Contact par faille. — De la région de Benenitra à Colcanap, le contact se présente de tout autre façon. Nous avons un régime faillé; des lambeaux sédimentaires sont restés comme suspendus sur le massif cristallin, tandis qu'au pied de la falaise s'étendent les couches gréseuses effondrées. Le rejet de la faille atteint ici une hauteur de 200 mètres environ. L'érosion a commencé à attaquer le bloc en saillie, y découpant d'étroits ravins. Cet accident est orienté à peu près rigoureusement Nord-Sud, et fait partie sans doute de ce système de décrochements récents de direction méridienne, que l'on a signalé en de nombreux points de Madagascar.

En résumé, dans le Sud de Madagascar, la superposition normale des terrains sédimentaires aux terrains cristallins est la règle, le régime faillé l'exception.

(1) P. LEMOINE, Études géologiques dans le Nord de Madagascar. Contribution à l'histoire géologique de l'Océan Indien. In-8°, 520 p., 143 fig., 4 pl. phot. et coupes, 3 cartes géol., Paris, 1906.

(2) L. BERTRAND et L. JOLEAUD, Sur les relations des terrains cristallins et sédimentaires dans la partie occidentale de Madagascar entre la Betsiboka et la Tsiribihina (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXVII, 1923, p. 1130).

**COUPE GÉNÉRALE DE LA BASE DE LA SÉRIE SÉDIMENTAIRE
DANS LE SUD DE MADAGASCAR**

Nous avons situé géographiquement la région qui fait l'objet de notre étude; nous allons maintenant la situer stratigraphiquement.

Si, partant de la rivière Imaloto, à la hauteur d'Ampasindrasoa, nous nous diri-

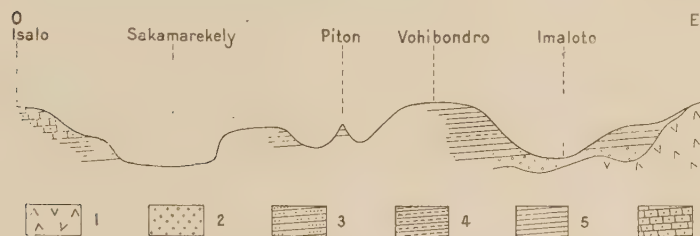


Fig. 3. — Coupe de la région permienne, de l'Imaloto à l'Isalo.

1. Massif cristallophyllien. — 2. Conglomérat glaciaire. — 3. Couches à *Gangamopteris*. — 4. Couches rouges. — 5. Grès à Amphibiens et à Reptiles. — 6. Grès grossiers et bigarrés.

geons, tournant le dos au massif cristallin, vers l'Ouest, nous recoupons toute une série de couches, présentant un pendage du Sud-Est au Nord-Ouest et offrant la succession suivante (fig. 3) :

1. Au-dessus du massif cristallophyllien et reposant sur lui en superposi-

tion normale, par l'intermédiaire d'un conglomérat, des grès et des schistes parfois charbonneux ;

2. Au-dessus de ces grès et de ces schistes se développe une série de grès et d'argile rouges ;

3. Cette série rouge est surmontée par une formation gréseuse d'une très grande puissance, le Vohibondro et le grand plateau de l'Isalo.

Cette formation gréseuse se continue très loin vers l'Ouest, présentant d'ailleurs d'assez grandes variations de facies : argiles bariolées, grès plus ou moins grossiers. Sur la rive droite de la vallée de la Teheza, elle est recouverte par le Jurassique inférieur transgressif. Ainsi notre coupe nous présente une série parfaitement continue, allant, comme nous l'établirons plus loin, du Permien au Lias.

Si, maintenant, partant du confluent de la rivière Belobaka avec l'Ianapera, nous nous dirigeons dans une direction S.E.-N.O., nous trouvons la succession suivante (fig. 4) :

1. Un conglomérat de nature glaciaire surmonté d'une série de grès et de schistes à *Gangamopteris* avec intercalations charbonneuses ;

2. Des grès et argiles rouges ;

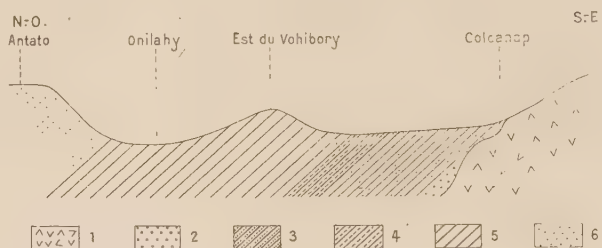


Fig. 4. — Coupe de l'Ianapera à l'Antato.

1. Massif cristallophyllien. — 2. Conglomérat glaciaire. — 3. Couches à *Gangamopteris*. — 4. Couches rouges. — 5. Grès à Amphibiens et à Reptiles. — 6. Grès grossiers et bigarrés.

3. Une série schisto-gréseuse, avec prédominance de grès psammites qui présente, comme les autres niveaux, de grandes variations de facies. J'ai pu suivre l'extension de ce niveau de l'Éliva (sources de la Sakamena) au poste de Ranohira ;

4. Une série de grès grossiers, bigarrés, d'une épaisseur variable.

J'ai pu observer, en divers points, la superposition à ces grès du Jurassique inférieur marin (à l'Est de Tsakabalala).

Au point de vue stratigraphique, j'étudierai les terrains compris entre le massif cristallophyllien et les grès psammites inclusivement. Nous avons donc, en plus du conglomérat de base, trois niveaux que l'on peut nommer de bas en haut, avec H. Perrier de la Bathie :

3. Niveau des grès psammites ;

2. Niveau des grès et schistes rouges ;

1. Niveau à *Gangamopteris*.

Je vais étudier l'extension géographique de chacun de ces niveaux, leur nature lithologique, leurs variations de facies, leur faune et leur flore.

Mais je donnerai au préalable quelques renseignements sur le conglomérat de base.

I. — CONGLOMÉRAT DE BASE.

L'existence d'un conglomérat à la base des formations sédimentaires de Madagascar a été signalée pour la première fois par Colcanap. M. Boule a reconnu sa nature glaciaire et l'a comparé au conglomérat de Dwyka de l'Afrique australe (1). Giraud a également admis son origine glaciaire (2) ; au contraire, H. Perrier de la Bathie (3) tend à y voir de simples éboulis du Métamorphique, cimentés par la pression et le temps.

Ce conglomérat a tous les caractères de l'argile à blocs qui constitue les moraines de fond des glaciers actuels. Dans cette boue argileuse, on rencontre des cailloux et des blocs de toutes dimensions, parfois même des couches de sable ou de cailloutis. A cet ensemble on peut donner, avec Penck, le nom de *tillite*. La pâte de la tillite est bleuâtre. Examinée au microscope, elle se montre formée par des fragments anguleux de quartz, des feldspaths (microcline, orthose, plagioclases) mêlés à des fragments de biotite, de grenat et de roches diverses. Le ciment est une argile colloïdale.

Les diverses roches disséminées dans cette pâte ont été arrachées au substratum cristallophyllien voisin et comprennent des cipolins, des schistes amphiboliques, des quartzites, des gneiss et des leptynites.

(1) M. BOULE, ouvrage cité, p. 314.

(2) J. GIRAUD, ouvrage cité, p. 6-8.

(3) H. PERRIER DE LA BATHIE, Sur les couches les plus anciennes... (*Bull. Acad. malgache*, t. IV, 1918-1919, p. 213-221).

L'analogie de la pâte avec celle du conglomérat de Dwyka est tout à fait en faveur de l'origine glaciaire du conglomérat; d'autre part, les roches qu'elle contient ne sont jamais roulées, mais anguleuses et de taille très variable; et, là encore, nous avons une forte présomption en faveur de l'origine glaciaire. L'absence de stries, invoquée contre cette origine par H. Perrier de la Bathie, n'a assurément pas une grande importance quand on voit combien ce caractère est souvent difficile à mettre en évidence dans les cailloux des dépôts glaciaires quaternaires.

J'ai pu observer, en certains points, le substratum préglaciaire. Dans la vallée de l'Iboaka, où il commence à être mis à jour au confluent de certains affluents et de la rivière principale [en particulier au nord du point marqué Ampiha (v. fig. 6)], il est admirablement lisse et poli et montre une ressemblance étroite avec ce que l'on peut rencontrer actuellement dans les Alpes par exemple (1).

Enfin, le mode de répartition même du conglomérat est en faveur de sa nature glaciaire. Les différents lambeaux sont en effet conservés dans des anfractuosités du Métamorphique et se présentent comme les restes d'une vaste moraine, qui ont été protégés de l'érosion par leur situation topographique.

Ainsi, nous pouvons affirmer l'existence à Madagascar d'un épisode glaciaire se plaçant à la base de la série sédimentaire dont nous établirons plus loin l'âge permien.

Age de la glaciation. — Pour donner à la présence d'une glaciation paléozoïque à Madagascar toute son ampleur, je vais d'abord comparer, au point de vue stratigraphique, les divers dépôts glaciaires paléozoïques du continent de Gondwana et j'essaierai ensuite d'en donner la caractéristique générale.

Les éléments actuellement disjoints de cet ancien continent : Indes, Australie, Madagascar, Afrique australe et une partie de l'Amérique du Sud, présentent tous, à la fin du Carbonifère, les traces d'une glaciation. Et, dans ces contrées, comme on l'a d'ailleurs dit depuis longtemps, la glaciation semble être de même âge.

Mais comme nous n'avons généralement affaire qu'à des formations continentales, les corrélations sont difficiles à établir et elles ne peuvent jamais atteindre la précision que permettrait d'espérer la présence de fossiles marins. La plupart du temps, même, il faudra se contenter des indications données par la flore, et on sait que les végétaux ne peuvent être considérés, à aucun titre, comme de bons fossiles stratigraphiques.

Aux Indes, le boulder-clay repose en discordance sur un socle cristallin et est recouvert par les éléments de la flore à *Glossopteris*, qu'il serait peut-être plus juste de nommer, comme l'a proposé David White, flore à *Gangamopteris*. Dans la Salt Range occidentale, l'argile glaciaire supporte des grès rouges, qui, localement, ren-

(1) L'analogie est naturellement très grande avec certains aspects du substratum sud-africain, tels que les donnent quelques-unes des remarquables photographies du conglomérat de Dwyka publiées par W. M. DAVIS (in *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1906).

ferment les fossiles du calcaire à *Productus* inférieur. Dans la partie orientale de la chaîne, on rencontre des couches marines du Carbonifère supérieur renfermant en particulier *Conularia lævigata*, *Mæonia gracilis*, *Eurydesma globosa*, *Martinia Darwini*. Cette faune comprend de nombreuses espèces australiennes et le genre *Eurydesma* se rencontre dans la colonie du Cap.

Dans le Kashmir, près de Srinagar, nous avons, au-dessus des formations glaciaires, les couches à *Gangamopteris*, *Psygmaephyllum*, *Noeggerathiopsis*, surmontées elles-mêmes par l'étage de Zewaa à *Protoretepora ampla* et *Productus cora* (1).

De toutes ces données, nous pouvons conclure à l'existence, aux Indes, d'une extension glaciaire d'âge carbonifère. La faune qui accompagne l'argile à blocs est synchronique de la faune du calcaire à *Productus* inférieur attribué à l'Ouralien, et c'est donc à la fin du Carbonifère qu'il faut placer aux Indes le phénomène glaciaire.

En Australie (2), on rencontre un boulder-clay glaciaire reposant en discordance sur un substratum plissé. L'argile à blocs est intercalée dans une série marine, dont la faune, à côté d'un grand nombre d'espèces spéciales, renferme des genres que l'on retrouve dans le calcaire à *Productus* inférieur de la Salt Range, dans l'Ouralien et l'Artinskien de l'Oural, et même dans le Carbonifère supérieur des États-Unis. Là encore, nous pouvons attribuer à l'extension glaciaire un âge carbonifère supérieur.

En Nouvelle-Galles du Sud, l'argile à blocs est également intercalée dans des couches marines fossilifères. Il y a ainsi deux niveaux glaciaires séparés par une série houillère à *Gangamopteris* et *Glossopteris*; la première correspond au Carbonifère supérieur et la seconde est peut-être du Permien inférieur. La faune marine de ces couches est identique à celle de l'Inde signalée plus haut.

En Afrique australe, nous retrouvons, au-dessus du conglomérat glaciaire de base, la flore à *Gangamopteris*, avec un Poisson : « *Palæoniscus* » *capensis* et un Reptile : *Mesosaurus*, représenté par plusieurs espèces. Dans l'ancienne Afrique orientale allemande (maintenant Protectorat du Sud-Ouest africain), ces couches à plantes sont remplacées par des lits à fossiles marins contenant *Eurydesma globosa*, *Conularia* et un *Orthoceras*.

Le Paléoniscidé du Sud africain est identique aux Paléoniscidés européens du Carbonifère supérieur; la présence des genres *Eurydesma* et *Conularia* rapproche le niveau africain de celui d'Australie et des Indes; par conséquent, on peut attribuer aux tillites de l'Afrique australe un âge carbonifère supérieur.

Enfin, nous savons maintenant, surtout grâce aux travaux de Coleman (3), que les

(1) H.-H. HAYDEN, The stratigraphical position of the *Gangamopteris* beds in Kashmir (*Rec. Geol. Surv. Ind.*, XXXVI, 1907, p. 23-39). — A.-C. SEWARD, Permo-carboniferous plants from Kashmir (*Ibid.*, p. 57-61).

(2) Sur l'Australie et la Nouvelle-Galles du Sud, voir C.-A. SUSSMILCH et T.-W.-E. DAVID, Sequence, glaciation and correlation of the carboniferous rocks of the hunter river district, New South Wales (*Journ. and Proc. Roy. Soc. of New South Wales*, vol. LIII, 1919, p. 246-338).

(3) A.-P. COLEMAN, *Journ. Geol.*, vol. XXVI, 1918, p. 310.

tillites du Brésil sont également surmontées par des couches sédimentaires renfermant la flore à *Gangamopteris*.

Si nous revenons à Madagascar, nous voyons que l'argile à blocs du Sud-Ouest de l'île est recouverte par des grès et des schistes à *Gangamopteris*. Nous avons là un élément suffisant pour considérer la glaciation malgache comme synchronique de la glaciation africaine et par suite de la glaciation du Brésil, de l'Inde et de l'Australie.

La glaciation du continent de Gondwana. — La vaste extension des formations glaciaires permo-carbonifères sur le continent de Gondwana pose l'un des problèmes géologiques à la fois le plus fascinant et le moins facile à résoudre. Les questions soulevées par les traces des anciens glaciers sont des plus complexes et resteront, de longtemps encore, des plus controversées. Elles ressortissent au problème général de l'évolution des climats que je ne saurais avoir la pensée d'aborder ici. Je dois me contenter de comparer les formations glaciaires des divers fragments du continent de Gondwana, en me plaçant au point de vue plus modeste de leur mode de répartition géographique.

Il est nécessaire, avant tout, de déterminer, avec toute la précision qu'un pareil problème peut comporter, l'extension de cette glaciation. On la qualifie généralement, quand on tient compte de l'état actuel de la surface de la terre, de glaciation tropicale. A. du Toit a protesté contre ce qualificatif et fait remarquer qu'elle était, au contraire, presque entièrement subtropicale (1).

A Madagascar, on ne la connaît pas encore au delà de 23° de latitude Sud ; en Afrique australe, elle présente son plus grand développement entre 22° et 34° Sud. En Australie, sa limite Nord est marquée par le parallèle de 23° Sud. Au Brésil et en Argentine, les traces glaciaires sont réparties entre 21° et 38° Sud. Au Nord de l'Équateur, l'argile à blocs de l'Inde est comprise entre 18° Nord et 30° Nord, tandis qu'en Amérique du Nord, la « Squantum tillite » se rencontre sous 42° de latitude Nord.

Les seules traces nettement tropicales sont celles relevées par les géologues belges au Congo, sous 10° de latitude Sud. Le grand développement de cette tillite ne me paraît pas s'opposer à l'hypothèse formulée par A. du Toit, qui la considère comme une avancée glaciaire, comparable à la glaciation alpine pendant le Quaternaire ou à celles du Ruwenzori et du Kenia, également quaternaires.

Si nous réunissons ces différentes traces glaciaires, nous obtenons un schéma fort différent de celui de Penck (2), qui ne connaissait, à l'époque où il écrivait, que des traces de glaciation localisées sur le pourtour de l'océan Indien. Nous pouvons reconstituer maintenant cette extension glaciaire de la façon suivante : une première branche part de l'Inde, passe à Madagascar, en Afrique australe et au Brésil,

(1) A. DU TOIT, The carboniferous glaciation of South Africa (*Trans. Geol. Soc. of South Africa*, vol. XXIV, 1921, p. 188-227).

(2) A. PENCK, Die Eiszeiten Australiens (*Zeitschr. d. Ges. f. Erdk. zu Berlin*, XXXV, 1901, p. 239-286).

pendant qu'une seconde branche partant du Brésil se dirige vers l'Australie par les îles Falklands.

Ne pouvant apporter aucun point de vue nouveau pour la solution du problème posé par cette glaciation ancienne, je me borne à cet exposé purement géographique sans reprendre l'énoncé des hypothèses nombreuses et bien connues qui ont été proposées pour l'expliquer (1).

II. — COUCHES À GANGAMOPTERIS.

Par un mécanisme que j'ai indiqué plus haut, les affluents de l'Onilahy ont profondément déblayé, sur le pourtour du massif ancien, les terrains sédimentaires, faisant ainsi apparaître, par de véritables fenêtres d'érosion, les couches de base de la série stratigraphique.

Les grès et les schistes les plus anciens, caractérisés par une flore à *Gangamopteris*, apparaissent ainsi dans quatre bassins, formés uniquement par érosion : le bassin de l'Imaloto sur la rive droite de l'Onilahy, ceux de l'Ianapera, de la Sakoa-Savasy et de la Sakamena, sur la rive gauche.

Bassin de l'Imaloto. — Les couches à *Gangamopteris* s'étendent, vers le Nord, jusqu'au confluent de la rivière Andemba avec l'Imaloto; au Sud, elles s'arrêtent à l'Onilahy et à l'un de ses affluents, la rivière Beraketa; à l'Ouest, elles disparaissent sous le Vohibondro et les collines gréseuses qui constituent les premiers contreforts de l'Isalo.

Au point de vue lithologique, ce niveau inférieur est composé de grès et de schistes argileux. Les grès ont leurs éléments clastiques formés par du quartz, des feldspaths, du grenat. Ces éléments clastiques sont liés entre eux par de la calcite. Très souvent, la masse des éléments détritiques est beaucoup plus importante que le ciment. Enfin, à différents niveaux, on observe des lits peu épais de galets de quartz.

Toutes les couches ont un pendage S.E.-N.O., et, dans l'ensemble, elles s'enfoncent régulièrement sous la masse gréseuse de l'Isalo. Je n'ai pu trouver aucune trace importante de fracture dans toute cette vallée de l'Imaloto, et celle de son principal affluent, l'Amboavaty.

Près du village d'Amboavaty, les divers ravins creusés par les rivières m'ont fourni la coupe suivante :

3. Grès grossiers;
2. Grès et schistes contenant des intercalations à charbon;
1. Conglomérat de base.

(1) Voir en particulier E. HAUG, Traité de géologie, vol. II, fasc. 1, p. 825-828, et A. DU TOIT, The carboniferous glaciation of South Africa (*Trans. Geol. Soc. of South Africa*, vol. XXIV, 1921, p. 188-227).

Lambeau sédimentaire d'Ibeandry ambany. — Entre Benenitra et Colcanap, les premières couches sédimentaires, qui apparaissent à une altitude de 150 mètres au pied du massif cristallophyllien, appartiennent à un niveau supérieur aux couches à *Gangamopteris*. Une faille est la cause de cette disparition des couches de base, et son existence, attestée par la topographie, l'est aussi par la présence d'un lambeau de grès à *Gangamopteris*, resté comme suspendu dans la région d'Ibeandry ambany, à 425 mètres d'altitude, sur le massif cristallophyllien (fig. 5). Ce lambeau a été signalé pour la première fois par Colcanap; tout récemment, H. Perrier de la Bathie y a découvert un grand nombre d'empreintes végétales appartenant principalement au genre *Gangamopteris*.

La rivière Ibeandry, qui se jette dans l'Onilahy, et son affluent, l'Ankazomanga, permettent d'observer de bonnes coupes naturelles. Au confluent des deux rivières on relève la succession suivante :

3. Grès (puissance : 2 mètres environ) ;

2. Schistes argileux (2 mètres environ) ;

1. Conglomérat.

Là encore, de nombreuses variations de facies empêchent de donner à cette coupe une valeur générale et absolue. Les strates sont sensiblement horizontales.

Les empreintes végétales ont été étudiées par P.-H. Fritel (1) qui en a donné la liste suivante :

Gangamopteris cyclopteroides Feistm., *G. major* Feistm., *Schizoneura* Schimper et Mougeot.

Ces végétaux se retrouvent à la base de la série de Gondwana, en Afrique australe, en Amérique du Sud et aux Indes.

Bassin du Ianapera. — Si nous redescendons maintenant du massif cristallophyllien au pied de l'Ankarana, nous revoyons à nouveau, au Sud du village de Donigavato, les couches de base, masquées depuis Benenitra par les niveaux gréseux supérieurs. Elles prennent alors un grand développement, s'étendant presque, vers le Nord, jusqu'à l'Onilahy, tandis qu'à l'Ouest, le massif du Vohibory interrompt leur extension. Mais, comme nous le verrons plus loin, elles réapparaissent dans les ravins de la Sakoa.

Ce niveau est facilement étudiable dans la région d'Ankilimarovatsy et de Colcanap, où l'érosion profonde du Ianapera et de quelques-uns de ses affluents donne de magnifiques coupes naturelles. Près du village de Colcanap, au confluent du Ianapera et du Belobaka, on relève la coupe suivante, déjà donnée d'ailleurs par H. Perrier de la Bathie :

(1) P.-H. FRITEL, ouvrage cité.

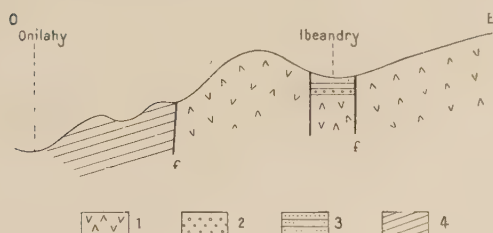


Fig. 5. — Coupe schématique d'Ibeandry à l'Onilahy.

1. Massif cristallophyllien. — 2. Conglomérat glaciaire. — 3. Couches à *Gangamopteris*. — 4. Grès à Amphibiens et à Reptiles. — f, f, failles.

6. Grès grossiers avec intercalations schisteuses : 80 mètres ;
5. Grès grossiers à stratification oblique avec intercalations schisteuses : 15 à 20 mètres ;
4. Schistes argileux avec intercalations de charbon : 8 mètres ;
3. Grès grossiers à stratification oblique : 6 à 8 mètres ;
2. Schistes argileux avec intercalations de charbon : 4 mètres ;
1. Conglomérat glaciaire.

L'ensemble repose en superposition normale sur le massif cristallophyllien.

Un peu après Colcanap, l'Ianapera prend une direction Est-Ouest. Une faille, dirigée S.O.-N.E. fait reparaitre, sur la rive droite du fleuve, la base de la série sédimentaire (fig. 2 et 6). On a, de haut en bas, la succession suivante :

5. Grès grossiers à stratification oblique ;
4. Schistes argileux avec intercalations de charbon ;
3. Grès grossiers à stratification oblique ;
2. Schistes argileux avec intercalations de charbon ;

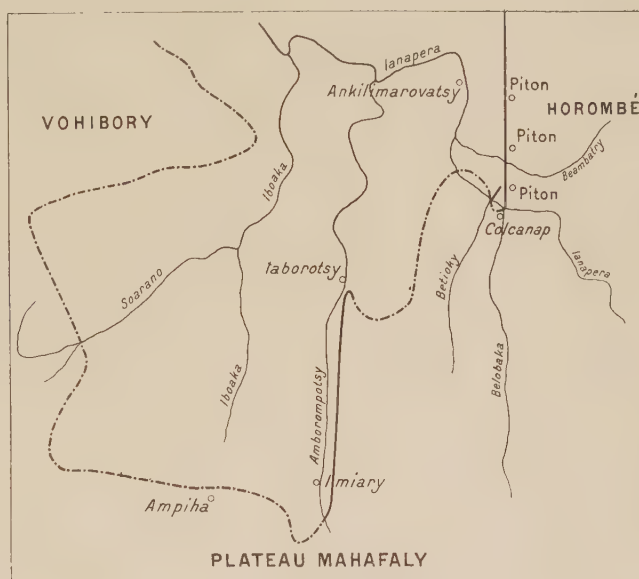


Fig. 6. — Zone de contact des terrains sédimentaires et cristallophylliens dans la région de Colcanap.

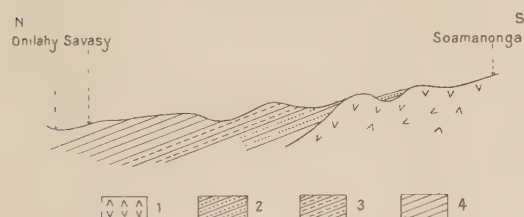


Fig. 7. — Coupe schématique du bassin permien de Soamanonga à Savasy.

1. Massif cristallophyllien. — 2. Couches à *Gangamopteris*. — 3. Couches rouges. — 4. Grès à Amphibiens et à Reptiles.

1. Grès grossiers avec lits de galets.

Ici le conglomérat de base est absent et les grès ou les schistes reposent sur le cristallophyllien, soit directement, soit par l'intermédiaire d'un lit de galets.

Les seules empreintes végétales déterminables trouvées jusqu'à présent dans cette région appartiennent au genre *Gangamopteris*, qui est représenté par les mêmes espèces qu'à Ibeandry ambany : *G. cyclopteroides* et *G. major*.

Bassins de la Sakoa-Savasy et de la Sakamena. — Nous retrouvons, partout où l'érosion fluviale a été assez intense, les mêmes couches de base, avec la même succession lithologique et les multiples changements de facies. Les schistes avec intercalations charbonneuses semblent prendre ici un plus grand développement que sur

l'Ianapera et l'Imaloto. Les empreintes végétales sont également nombreuses et bien conservées, mais c'est toujours le genre *Gangamopteris* qui est seul représenté (fig. 7 et 8).

Sur la Sakamena, le niveau à *Gangamopteris* et à charbon est définitivement

masqué par la série rouge et les grès psammites transgressifs que nous étudierons plus loin.

Caractères généraux des couches à Gangamopteris. — La stratification oblique des grès indique un régime fluvatile, sinon torrentiel, très net. Un autre caractère important, c'est la présence, côte à côte, de cailloux de fort calibre et d'éléments de petite taille. C'est là le mode des dépôts torrentiels dans des lagunes littorales au régime calme : il se produit en quelque sorte un triage mécanique grâce auquel les éléments de différente taille sont séparés selon leur poids.

Enfin, un dernier caractère à signaler, c'est l'abondance des éléments feldspathiques dans les grès.

M. Cayeux (1) a montré récemment la généralité de ce phénomène sur le pourtour des chaînes hercyniennes et son importance dans l'établissement des conditions de sédimentation si particulières (abondance du gypse, couches rouges) du Permien et du Trias. Nous retrouvons exactement les mêmes faits à Madagascar.

Age des couches à Gangamopteris. — C'est en comparant la série malgache à la série africaine du Karroo que nous pourrions établir cet âge. Malheureusement, l'absence de fossiles bien caractéristiques ne nous permettra pas d'arriver

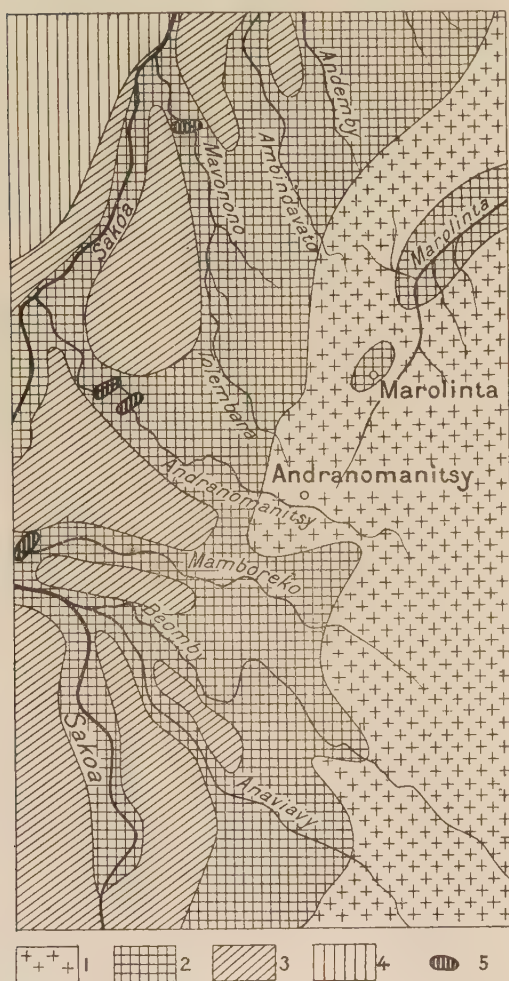


Fig. 8. — Esquisse géologique de la vallée de la Haute Sakoa.

1. Région cristallophyllienne. — 2. Couches à *Gangamopteris*. — 3. Couches rouges. — 4. Grès psammites. — 5. Gisements de charbon.

à un résultat très précis. La base de la série de Karroo est constituée par la succession suivante :

(1) L. CAYEUX, Les grès feldspathiques de la chaîne hercynienne et les produits d'évaporation permotriassiques (*C. R. Acad. Sc.*, CLXXVIII, 1924, p. 2103-2106).

Série d'Ecce.

Série de Dwyka. $\left\{ \begin{array}{l} \text{Schistes supérieurs.} \\ \text{Conglomérat glaciaire.} \\ \text{Schistes inférieurs.} \end{array} \right.$

Le genre *Gangamopteris* se rencontre à la fois dans les schistes supérieurs de Dwyka et dans la série d'Ecce; il y a donc ambiguïté sur l'âge des couches à *Gangamopteris* de Madagascar. Je crois cependant qu'il est plus exact de les considérer comme synchroniques de la série d'Ecce pour les raisons suivantes :

a. On passe d'une façon insensible, en Afrique australe, du complexe glaciaire ou fluvio-glaciaire de Dwyka aux schistes supérieurs, alors qu'à Madagascar il y a indépendance absolue du niveau gréseux et du conglomérat glaciaire.

b. Les niveaux à charbon sont situés, en Afrique australe, dans la série d'Ecce.

c. Enfin l'association *Gangamopteris-Schizoneura* se rencontre à la fois à Madagascar et dans la série d'Ecce.

III. — SÉRIE ROUGE.

Surmontant les grès à *Gangamopteris* et supportant les couches à Reptiles, on a un niveau de grès rouges avec intercalations argileuses, que l'on peut appeler, avec H. Perrier de la Bathie, série rouge.

Cette série rouge, dont la puissance varie de 100 à 150 mètres, est bien développée dans les vallées de la Sakamena et de la Sakoa-Savasy, un peu moins étendue dans celle du Ianapera et très réduite sur l'Imaloto.

Au point de vue lithologique, les grès qui la constituent sont tout à fait comparables à ceux qui, du Permien moyen au Trias, se rencontrent en si grande abondance dans l'Allemagne du Nord, la Russie orientale, les États-Unis.

Leur répartition géographique, dans le Permien du Sud de Madagascar, est la suivante :

a. *Bassin de l'Imaloto*. — On les voit apparaître entre Ampasindrasoa et Amboavaty. Il est impossible d'y distinguer la moindre succession et je n'y ai trouvé aucun fossile. Ils sont recouverts, à l'Ouest, par les grès de l'Isalo.

b. *Bassin du Ianapera*. — La série rouge affleure immédiatement au Sud de Dongavato et s'étend jusqu'au Vohibory.

Au village de Colcanap, on la voit recouvrir en superposition normale les grès et les schistes à *Gangamopteris*; le passage du niveau inférieur au niveau supérieur se fait d'ailleurs d'une façon insensible. La puissance des grès rouges, en ce point, est d'une centaine de mètres environ.

Près d'Iaborotsy, sur l'Amborompotsy, affluent du Ianapera, la série rouge butte, par faille, contre le massif ancien (fig. 2 et 6).

Au Vohibory, les couches à *Gangamopteris*, représentées par des grès grossiers,

sont à peine visibles, la série rouge arrivant presque jusqu'au Métamorphique.

c. *Bassins de la Sakoa-Savasy et de la Sakamena*. — Là encore la série rouge apparaît sur de grands espaces (fig. 8), avec la même uniformité et sans fournir le moindre reste fossile.

Dans la région de Tranonbory, j'ai pu observer que les grès rouges reposaient sur le plateau cristallophyllien, sans l'intermédiaire des couches à *Gangamopteris*. Ainsi, en certains points, la série rouge s'est avancée plus loin sur le plateau central que la série à *Gangamopteris*.

L'absence complète de fossiles ne permet pas de distinguer, dans cette série, la moindre succession stratigraphique. Un seul fait important à noter, c'est que les couches rouges commencent d'abord par des grès grossiers pour se terminer par des grès à grains fins (1).

Signification climatologique des couches rouges. — On considère généralement que la présence de couches rouges est l'indice d'un climat aride. Une telle interprétation n'est, semble-t-il, que partiellement vraie. Barrell, à la suite d'études très approfondies, a été amené à conclure que des schistes et grès rouges pouvaient se former sous des climats pluvieux, semi-arides ou arides, sans relation étroite avec la température; des dépôts fluviaux même peuvent présenter cette teinte rouge (2). D'ailleurs, les climats chauds et alternativement secs et humides favorisent l'apparition de cette coloration.

Case arrive, dans ses études sur les formations permo-carbonifères du Texas, à des conclusions semblables (3).

Laissant de côté le processus chimique de la coloration, il semble que l'on puisse conclure, si les éléments lithologiques de couleur rouge sont associés à des éléments de teinte différente, que le climat peut parfaitement être humide; c'est seulement si la teinte rouge n'est mêlée d'aucune autre coloration que l'on peut alors parler, avec beaucoup de vraisemblance, de climat aride ou semi-aride.

Dans le Sud de Madagascar, nous observons, en de nombreux points, le passage insensible des grès grossiers à *Gangamopteris* à la série rouge; on trouve même parfois, dans les premiers, un commencement de coloration. D'autre part, au sommet de la série rouge, le grès est plus fin et ses éléments quartzeux sont arrondis et subégaux.

Il semble donc qu'au début du dépôt des couches rouges nous ayons eu un climat présentant des précipitations abondantes, comme à l'époque du dépôt des couches

(1) Ceci est vrai en gros, mais on ne trouve pas forcément en tous les points une succession parfaitement régulière.

(2) J. BARRELL, Relations between climate and terrestrial deposits (*Journ. Geol.*, XVI, 1908); *Id.*, Criteria for the determination of ancient deposits (*Bull. Geol. Soc. Amer.*, XXIII, 1912); *Id.*, The upper devonian delta of the appalachian geosyncline (*Amer. Journ. Sc.*, XXXVI, 1913).

(3) E.-C. CASE, The Permo-Carboniferous red beds of North America and their vertebrate fauna (*Carnegie Institution, Public.* 207, 1915); *Id.*, The environment of vertebrate life in the late Paleozoic in North America: A palæogeographic study (*Carnegie Institution, Public.* 293, 1919).

à *Gangamopteris* ; puis, au fur et à mesure qu'on s'élève dans la série gréseuse, l'aridité augmente et on arrive à un climat à peu près désertique.

Niveau calcaire. — Dans la région de Dongavato et dans le bassin de la Sakoa, j'ai retrouvé, en divers points, des lambeaux calcaires situés au sommet de la série rouge (fig. 10). L'examen microscopique et macroscopique d'un grand nombre d'échantillons ne m'a permis d'y déceler aucune trace organique.

C'est peut-être à ce même niveau qu'il faut rapporter les formations calcaires signalées par Colcanap dans la vallée de l'Imaloto. Elles ont fourni un certain nombre de pièces assez énigmatiques simulant de véritables coraux. M^{lle} Brière, qui en a fait l'étude, estime, avec Høltedahl, que l'hypothèse la plus plausible pour expliquer la formation de cette structure est celle qui fait intervenir l'activité physiologique de certains végétaux (algues par exemple), déterminant la précipitation de carbonate de chaux (1). Enfin quelques échantillons font songer aux Stromatoporidés. Mais, dans l'ensemble, il faut reconnaître que ces pièces restent encore bien énigmatiques et de nouvelles découvertes sont nécessaires pour permettre d'en pousser plus loin l'étude.

IV. — GRÈS ET SCHISTES A REPTILES ET A AMPHIBIENS.

La série rouge est surmontée par les grès et schistes à Reptiles et à Amphibiens. Cette formation présente des facies très variés qui s'engrènent les uns dans les autres et se mêlent insensiblement. D'une manière approximative, par suite des modifications latérales incessantes des facies, on peut distinguer de bas en haut :

1. Des grès grossiers passant souvent à une véritable arkose ;
2. Des grès grossiers à stratification entre-croisée ;
3. Des grès psammites à intercalations schisteuses.

Le complexe grés-schisteux s'étend, en parfaite continuité, de la rivière Sakamena à la région de Ranohira. Il se prolonge d'ailleurs le long du massif cristallophyllien central, mais est généralement recouvert, dans le Nord de l'île, par les grès transgressifs du Trias.

Les grès psammites constituent la masse principale de la formation. Ils ont en général un modelé à formes adoucies, la section des vallées s'y élargit très rapidement, le réseau hydrographique a tendance à s'y développer en un chevelu assez abondant, un peu comme dans les terrains imperméables.

Relations avec les terrains plus récents. — Les relations de ces grès fossilifères avec les terrains qui les recouvrent méritent d'être assez longuement étudiées. Sur les deux rives de l'Onilahy, on a la coupe suivante, bien visible à Fenoarivo et à l'Antato :

4. Grès ferrugineux ;

(1) Y. BRIÈRE, Paléontologie de Madagascar. XI. Fossiles problématiques du Permien (*Annales de Paléontologie*, t. XII, 1923, p. 127-132).

3. Grès et sables ;
2. Argiles bigarrées ;
1. Grès psammites.

Les niveaux 2, 3 et 4 n'ont fourni que de rares débris de bois silicifiés. Sur la rive droite de l'Onilahy et sur sa rive gauche, dans la région de Tsakabalala, ils sont recouverts par le Jurassique inférieur marin. Plus au Sud, dans la région de Lagniro, c'est le Néocomien puis l'Albien qui viennent, en transgression, s'étaler au-dessus d'eux ; enfin, plus au Sud encore, dans la région de Sintia, c'est le Tertiaire, représenté par les calcaires à Alvéolines du plateau mahafaly, qui surmonte les grès permien. Ainsi se terminent, entre les deux branches d'un V formé par le massif cristallophyllien et les couches tertiaires, les terrains permien et secondaires du Sud de Madagascar.



Fig. 9. — Coupe schématique de la région de l'Éliva.
1. Série rouge. — 2. Grès à Amphibiens et à Reptiles. —
3. Grès grossiers et bigarrés.

Étude des grès à Reptiles et à Amphibiens. — A l'inverse de l'ordre suivi dans l'étude des couches à *Gangamopteris*, bien plus faciles à interpréter sur l'Imaloto qu'au Sud de l'Onilahy, je commencerai l'examen du niveau gréseux supérieur par la région de l'Éliva et de la Sakamena, car c'est là qu'on en saisit le mieux la signification.

Cours supérieur de la Sakamena. — La Sakamena est un des principaux affluents de la rive gauche de l'Onilahy. Sa direction générale est Sud-Nord et elle recoupe ainsi, coulant obliquement au pendage général des couches, les principaux niveaux de la masse schisto-gréseuse. Elle s'engage, presque immédiatement après sa source, dans une large dépression, limitée à l'Ouest par une série de collines tabulaires dont le modelé est dû le plus souvent à un revêtement de grès ferrugineux, et à l'Est par des collines de grès psammites aux formes plus arrondies.

La rivière entaille profondément les grès ; dans le fond du thalweg apparaissent, en maints endroits, les grès de la série rouge, d'où le nom de Sakamena, la vallée rouge, donné par les Mahafaly à la rivière et à la région.

Précisons d'abord les relations des grès psammites avec les grès immédiatement supérieurs et avec le cristallophyllien. La falaise qui borde à l'Ouest la vallée de la Sakamena montre la coupe suivante :

5. Grès bigarrés et ferrugineux ;
4. Grès blancs ;
3. Grès psammites ;
2. Grès grossiers ;
1. Série rouge.

Les éboulis et les difficultés d'accès (abondance des plantes à épines) ne per-

mettent pas de déterminer avec précision l'épaisseur des différentes couches; la hauteur de la falaise est d'une soixantaine de mètres environ.

En se dirigeant vers le Sud-Est, dans la direction du Mont Éлива, on marche sur

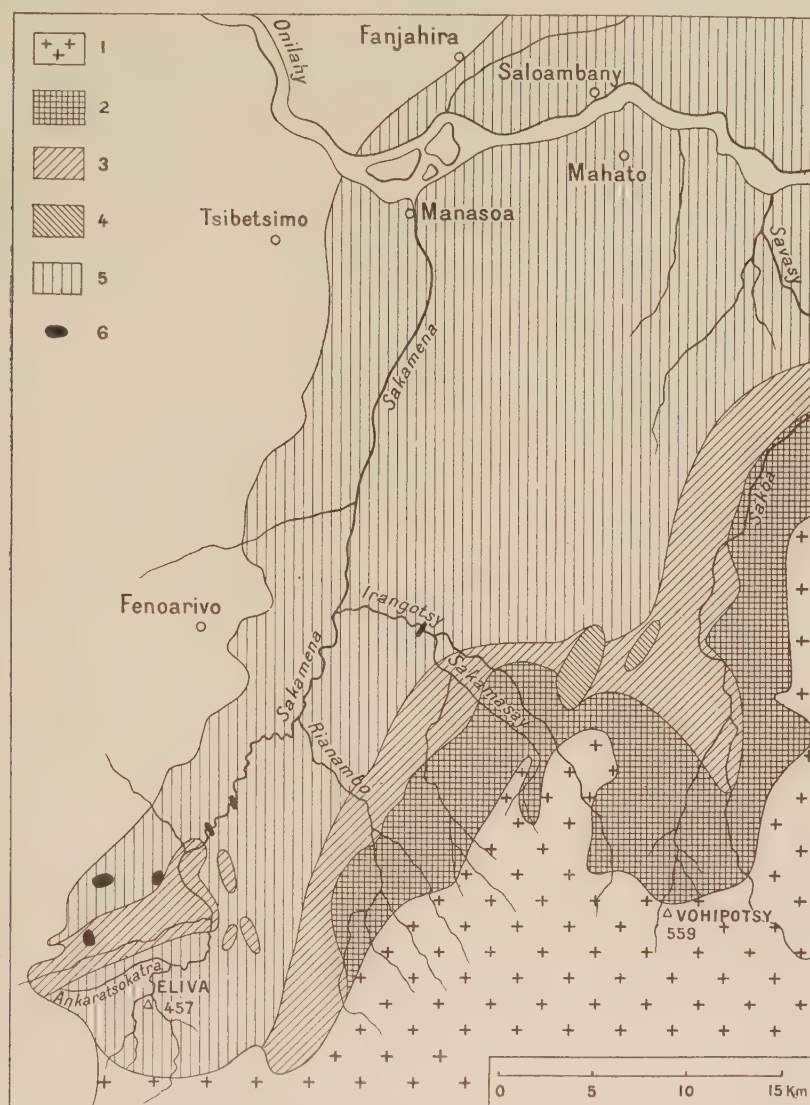


Fig. 10. — Esquisse géologique de la vallée de la Sakamena.

1. Région cristallophyllienne. — 2. Couches à *Gangamopteris*. — 3. Couches rouges. — 4. Niveau calcaire. — 5. Grès à Amphibiens et à Reptiles. — 6. Roches éruptives.

le fond de la dépression où affleurent les grès rouges; parfois, on aperçoit des monticules chaotiques gréseux restés en lambeaux sur la série rouge. Au fur et à mesure qu'on approche de l'Éлива la dépression se resserre, les collines gréseuses plus nombreuses se soudent entre elles; la région qui s'étend de l'Ankaratsokata

à la piste Betioky-Ejeda, et, par delà, se prolonge jusqu'au Métamorphique, est entièrement formée de grès avec intercalations schisteuses. Un peu au Sud du gîte d'étapes nommé Sakamena, les grès reposent directement sur le plateau cristallophyllien (fig. 9 et 10).

Nous avons déjà observé la superposition de la série rouge au massif ancien sans l'interposition des couches à *Gangamopteris*; nous constatons maintenant la superposition des grès psammites à ce même massif ancien sans l'interposition de la série rouge.

On doit donc conclure à la transgression des termes supérieurs de l'ensemble de la série par rapport aux termes inférieurs.

À l'intérieur de cette même série, les changements de facies sont extrêmement nombreux; aussi est-il bien difficile de donner une coupe que l'on puisse retrouver en de nombreux points.

Toute la région des sources de la Sakamena est formée de hauteurs gréseuses qui s'appuient au massif cristallophyllien. La plus aisément reconnaissable est la colline nommée Éлива. C'est un piton conique, de 457 mètres d'altitude, présentant une ressemblance frappante avec un cône volcanique; mais l'analogie ne va pas plus loin. Il est formé d'une succession de couches gréso-schisteuses, présentant un pendage S.E.-N.O. De haut en bas on a :

4. Grès grossiers bigarrés;
3. Schistes argileux;
2. Grès psammites;
1. Schistes argileux.

Cette succession se retrouve dans toute la région, mais, si l'on excepte le niveau à grès bigarrés qui se distingue facilement des couches sous-jacentes, on observe la plus grande irrégularité dans les relations des schistes et des grès, qui forment véritablement un tout indécomposable. C'est dans cet ensemble que Colcanap a dû recueillir sa faune de Reptiles, car c'est là que j'ai trouvé toute une série de formes identiques aux magnifiques pièces découvertes par le vaillant et regretté explorateur.

La faune de ces couches comprend :

Tangasaurus Menelli Haugton, *Hovasaurus Boulei* gen. et sp. nov., *Cœlurosaurus elivensis* gen. et sp. nov., *Atherstonia Colcanapi* Priem, *Glossopteris indica* Feistm. et diverses autres pièces difficilement déterminables. Plus au Sud, sur le massif cristallophyllien, j'ai pu trouver quelques lambeaux gréseux formés généralement de grès bigarrés.

Cours inférieur de la Sakamena. — Dans le fond du thalweg, à l'entrée de la grande dépression (due uniquement à l'érosion) dans laquelle s'engage la rivière, on aperçoit la série rouge. Mais elle disparaît bientôt sous les grès et les schistes. À la base de ce complexe on a des grès psammites avec intercalations schisteuses (1);

(1) J'ai pu observer aussi un lit de grès à graphite. Dans toute cette région les roches offrent un curieux mode de décomposition en ellipsoïdes qui a été signalé également dans la série de Beaufort et dans le Permien de l'Angola.

les strates ainsi formés présentent toujours le même pendage S.E.-N.O., pendage assez faible et de quelques degrés seulement. On peut suivre ainsi cette série monotone jusqu'au confluent de la Sakamena et de l'Onilahy où elle disparaît sous des alluvions récentes.

Sur la rive gauche de la Sakamena, ce niveau de psammites plonge sous la masse des grès bigarrés. Dans la région de Fenoarivo, une couche argileuse s'intercale entre les deux séries gréseuses et on a la succession : 3. Grès grossiers ; 2. Argiles et marnes ; 1. Grès psammites. Ces couches présentent toujours un pendage S.E.-N.O.

Nous sommes ainsi arrivés à l'Onilahy ; avant de passer au Nord du fleuve, je dois dire quelques mots de l'extension des grès psammites sur sa rive gauche. Ils s'étendent, le long du fleuve, jusqu'à Benenitra, donnant partout ce même modelé adouci, avec, semble-t-il, une plus grande abondance des grès grossiers à mesure que l'on s'éloigne de la Sakamena ; mais les caractères généraux de la formation restent toujours les mêmes.

Si nous passons maintenant sur la rive droite de l'Onilahy, nous retrouvons, à Fanjahira par exemple, la même succession qu'à Fenoarivo : grès grossiers, argiles bariolées, grès psammites ; la série est donc parfaitement continue. Elle forme le soubassement de l'Isalo et n'apparaît plus jusqu'à Benenitra que sous forme d'une bande étroite entre l'Onilahy et la masse des grès grossiers supérieurs. Elle s'élargit à Benenitra, puis est resserrée de nouveau jusqu'à Ranohira, entre l'Isalo et l'Hombé. On a toujours la même alternance de grès psammites et de schistes argileux, avec, en certains points, un grand développement des grès grossiers. Aux environs de Benenitra, dans des grès renfermant des ossements de Reptiles appartenant au genre *Tangasaurus*, on voit de véritables petits cailloux qui viennent s'ajouter aux grains clastiques.

Au Nord de la rivière Andemba, comme l'a montré H. Perrier de la Bathie, les grès psammites reposent directement sur le cristallophyllien. On retrouve ainsi le caractère transgressif de ce niveau que nous avons mis en évidence dans la région de l'Éliva.

Région de Ranohira. — Je termine cette étude du niveau des grès à Reptiles par quelques mots sur la région de Ranohira (fig. 11). Sur la rive gauche de l'Onilahy et même dans la région de Benenitra, il est possible de séparer les grès psammites des couches sus-jacentes grâce à des différences lithologiques assez nettes. Mais nous avons affaire partout à une série continue, où les niveaux argileux permettant d'établir une séparation dans l'ensemble des grès sont lenticulaires et sans continuité. Aussi, les grès de la région de Ranohira, bien qu'à une altitude

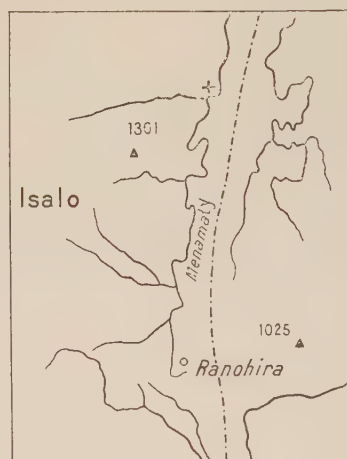


Fig. 11. — Carte schématique de la région de Ranohira.

Le trait discontinu marque la limite des terrains sédimentaires et cristallophylliens. — +, point fossilifère.

supérieure à celle des grès de l'Éliva (900 mètres), ne peuvent-ils être séparés de ces derniers, comme leur faune nous le montrera plus loin. Ils ont fourni les restes d'un Amphibien Stégocéphale, appartenant au genre *Rhinesuchus*, qui, en Afrique australe, se place à un niveau à peine supérieur à celui occupé par *Tangasaurus*.

Je montrerai plus loin que les grès à *Tangasaurus*, comme les grès à *Rhinesuchus*, doivent être placés dans le Permien; aussi, si nous voulons baser nos coupures stratigraphiques sur la faune (ce qui est la seule manière de faire) et non sur les changements lithologiques, une grande partie de la masse gréseuse qui surmonte les grès psammites doit être étudiée avec eux. Où doit-on placer alors la limite supérieure de ce niveau? Il sera impossible de répondre à une telle question tant que l'on n'aura pas des restes fossiles assez abondants pour dater avec précision l'ensemble de la série gréseuse.

En résumé, la continuité des bandes sédimentaires, dirigées N.-S. sur la côte occidentale de Madagascar, est interrompue, dans la région de Benenitra, par une vaste fenêtre d'érosion qui nous permet de reculer jusqu'au début du Permien nos connaissances sur l'histoire des formations sédimentaires malgaches. Les couches qui apparaissent au fond de cette fenêtre se continuent très régulièrement avec celles qui les surmontent, et la rareté des fossiles ne permet pas encore de déterminer, dans cet ensemble, l'emplacement d'une coupure importante correspondant à la limite du Permien et du Trias.

Age des grès à Reptiles de l'Éliva et des couches à Amphibiens de Ranohira. — Avant d'examiner la question de l'âge des couches à Reptiles et à Amphibiens du Sud de Madagascar, je dois rappeler, au préalable, les grandes lignes de la géologie des terrains sédimentaires de l'Afrique australe. C'est à cette région, en effet, qu'il faut comparer Madagascar, car c'est seulement sur les territoires de la colonie du Cap, de l'État d'Orange et du Transvaal que l'on a pu établir une chronologie précise basée sur l'évolution des Théromorphes.

Au point de vue structural, l'Afrique australe est constituée par une haute plaine en forme de bassin, bordée par une ceinture de massifs anciens qui s'abaissent doucement vers la dépression centrale et tombent au contraire rapidement vers les plaines côtières ou la mer. Seul le bassin intérieur nous reliendra, et c'est l'état actuel de nos connaissances sur sa stratigraphie que je vais maintenant exposer.

Dès 1902, la Commission géologique de l'Afrique australe avait admis, pour la colonie du Cap, les subdivisions suivantes, énumérées de bas en haut :

1. Série de Dwyka ;
2. Série d'Ecce ;
3. Série de Beaufort ;
4. Série de Stormberg ;

l'ensemble constituant la formation de Karroo.

Seeley (1), dans sa remarquable étude sur *Pareiasaurus Baini*, avait indiqué qu'il était possible d'établir, en se basant sur les Théromorphes, une division en zones des couches de Beaufort. Broom (2) réalisa le premier cette division, et les coupures qu'il a proposées sont maintenant généralement adoptées.

M'appuyant sur le travail de Broom et sur deux mémoires plus récents de Watson (3) et de Houghton (4), je vais esquisser un rapide tableau de l'évolution de cette faune de l'Afrique australe.

Série de Dwyka. — Elle est très pauvre en fossiles et n'a guère fourni jusqu'à présent que des restes de Paléoniscidés et deux genres de Reptiles : *Mesosaurus* et *Noteosaurus*.

Série d'Ecca. — Malgré son épaisseur considérable (2 000 à 6 000 pieds), la série d'Ecca n'a donné qu'un très petit nombre de formes. Les deux seuls genres trouvés, *Archæosaurus* et *Eccasaurus*, ne sont connus que par des pièces fragmentaires : l'un est représenté par une portion de maxillaire, l'autre par un humérus. On conçoit que leurs affinités soient difficiles à préciser ; on s'accorde cependant pour les placer dans les Déinocéphales.

Série de Beaufort. — L'abondance des Théromorphes et leur magnifique état de conservation ont permis à Broom de distinguer, dans la série de Beaufort, six zones nommées d'après les genres les plus caractéristiques. De haut en bas, ces zones sont les suivantes :

6. Zone à *Cynognathus* ;
5. Zone à *Procolophon* ;
4. Zone à *Lystrosaurus* ;
3. Zone à *Cisticephalus* ;
2. Zone à *Endothiodon* ;
1. Zone à *Tapinocephalus*.

La zone à *Tapinocephalus* remplace ici la zone à *Pareiasaurus* de Broom, car Watson a montré que *Pareiasaurus serridens* appartient aux couches à *Cynognathus*.

Série de Stormberg. — On la divise généralement en quatre groupes (5) :

4. Série de Drakensberg ;
3. Série de Cave sandstone ;
2. Couches rouges ;
1. Série de Molteno.

(1) H.-G. SEELEY, Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. Further observations on *Pareiasaurus* (*Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, 1892, p. 341-370).

(2) R. BROOM, An attempt to determine the horizons of the fossil vertebrates of the Karroo (*Ann. S. Afric. Mus.*, VII, 1909, p. 285-289).

(3) D.-M.-S. WATSON, The Beaufort beds, South Africa (*Geol. Mag.*, dec. V, vol. X, 1913, p. 382-392).

(4) S.-H. HAUGHTON, A review of the reptilian fauna of the Karroo system of South Africa (*Trans. Geol. Soc. of South Africa*, vol. XXII, 1920, p. 1-25). Voir aussi A. DU TOIT, The zones of the Karroo system and their distribution (*Proc. Geol. Soc. of South Africa*, 1919, p. xvii-xxxvi).

(5) Voir S.-H. HAUGHTON, The fauna and stratigraphy of the Stormberg series (*Ann. S. Africa Mus.*, XII, 1924, p. 323-495).

Les couches de Moltano, à la base, n'ont fourni que des végétaux parmi lesquels on a reconnu les genres *Glossopteris*, *Chiropteris*, *Pterophyllum*, *Callipteridium Baiera*, *Thinnfeldia* et *Tæniopteris*.

Les couches rouges renferment des restes de Reptiles appartenant à divers ordres : des Anomodontes (*Pachygenelus*, *Trithelodon*, *Lycorhinus*), des Archosauriens (*Sphenosuchus*, *Notochampsia*, *Pedetecosaurus*), des Dinosauriens (*Thecodontosaurus*, *Massospondylus*, *Dromicosaurus*, *Plateosaurus*, *Gryponyx*, *Euskelesaurus*, etc).

Dans les couches de Cave sandstone on trouve un Pseudosuchien, appartenant au genre *Notochampsia*, voisin d'*Aëtosaurus* et de *Dyoplax*. Enfin, les roches volcaniques du Drakensberg terminent la série de Stormberg.

Age des couches à Reptiles de Madagascar. — Nous allons essayer maintenant de paralléliser les couches à Reptiles de Madagascar avec celles de l'Afrique australe. Le genre *Tangasaurus*, si abondant à la base de la série sédimentaire malgache, n'a été signalé jusqu'à présent qu'aux environs de Tanga, sur la côte du territoire du Tanganika. Il a été trouvé dans la partie médiane de la zone gréseuse qui couvre une partie de ce territoire équivalente de la série de Karroo.

Nous établirons, dans la deuxième partie de ce travail, que *Tangasaurus* a des affinités surtout avec *Broomia* et *Saurosternon* (en se bornant ici aux formes africaines). *Tangasaurus* est plus spécialisé que *Broomia* par la constitution des membres ; mais il semble bien que *Saurosternon* ait atteint un stade d'évolution plus avancé pour le bassin, qui, dans ce dernier genre, présente un foramen pubo-ischiatique. Morphologiquement, *Tangasaurus* se place donc d'une manière très exacte entre *Broomia* et *Saurosternon*. Ses affinités peuvent par suite nous indiquer avec assez de précision l'âge des terrains de Madagascar qui renferment ses restes en si grande abondance.

En Afrique australe, *Broomia* a été trouvé à la base de la série de Beaufort, dans la zone à *Tapinocephalus* ; *Saurosternon* dans la zone à *Cisticephalus*. Si l'on admet, et c'est en somme le principe fondamental de la stratigraphie, que chaque stade de l'évolution morphologique correspond à une phase de l'histoire géologique, nous sommes conduits à paralléliser les couches à *Tangasaurus* avec la zone à *Endothiodon* (1). Mais ce n'est encore là qu'une approximation ; il va être facile d'en apporter la confirmation et en même temps de la préciser.

J'ai montré que les grès de Ranohira, tout en faisant partie du même ensemble que les grès de l'Éliva, se trouvaient néanmoins à un niveau un peu plus élevé. Le genre *Rhinesuchus*, qui les caractérise, est représenté en Afrique australe par deux espèces : *R. Whaitsi* que l'on rencontre dans la zone à *Endothiodon*, *R. senekalensis*, de la zone à *Cisticephalus*.

Par sa taille, la forme malgache se rapproche plus de *R. senekalensis* que de

(1) Le genre de Poisson *Atherstonia*, des couches à *Tangasaurus* de Madagascar, se trouve également en Afrique à la base de la série de Beaufort.

R. Whaitsi. C'est donc à la zone à *Cisticephalus* qu'il faut rapporter le niveau à Stégocéphales de Ranohira, ce qui confirme l'attribution à la zone à *Endothiodon* des grès de l'Éliva.

Nous résumerons dans le tableau suivant les divers parallélismes que nous proposons d'établir entre la série africaine et la série malgache :

AFRIQUE AUSTRALE.	MADAGASCAR.
Série d'Ecce.	Niveau à <i>Gangamopteris</i> et série rouge
Base de la série de Beaufort	Grès psammites.
1. Zone à <i>Endothiodon</i> .	1. Zone à <i>Tangasaurus</i> .
2. Zone à <i>Cisticephalus</i>	2. Zone à <i>Rhinesuchus</i> .

V. — VOLCANISME.

Nulle formation éruptive de la région Sud de Madagascar ne peut être rapportée au Permien. On trouve cependant, en particulier au Sud de Betioky, un petit nombre de massifs éruptifs, bien reconnaissables dans la topographie et portant souvent en mahafaly le nom significatif de *Vohimalio*, la montagne nue.

Toutes ces venues basaltiques, qui percent la série gréseuse, sont formées de roches compactes à grain fin, le plus souvent dépourvues de phénocristaux : ce sont des labradorites, analogues à celles déjà signalées sur l'Onilahy et le long de la rivière Menarandroy.

On trouve ainsi, dans la région de Besakoa, à l'Ouest de la piste qui va de Betioky à l'Éliva, un certain nombre de pointements basaltiques. Rien, au point de vue stratigraphique, ne permet d'en déterminer l'âge, mais leur composition lithologique nous permet de les rattacher aux venues éruptives de l'Onilahy et du Menarandroy qu'il est possible de dater.

Dans la région d'Itrobeka, en aval de Tongobory, l'Onilahy offre de magnifiques coupes naturelles qui permettent d'observer la superposition aux basaltes de terrains sédimentaires d'âge connu.

Les basaltes percent les séries cénomaniennne et turonienne et sont eux-mêmes recouverts par la succession suivante :

1. Conglomérat et grès renfermant les fossiles suivants : *Pachydiscus Gollevillensis* d'Orb., *Spondylus calcaratus* Forbes, *Neithea regularis* Schloth., *Trigonia crenifera* Stol., *Alectryona unguolata* Schloth., *Glycimeris orientalis* Forbes. J'ai également trouvé à ce même niveau *Lepidorbitoides socialis*, Orbitoïdé déjà signalé sur la côte orientale de Madagascar.

Si nous comparons cette faune à celles que l'on rencontre dans les séries européennes, on voit que c'est au Campanien qu'il faut attribuer ce niveau à *Pachydiscus* et à *Lepidorbitoides socialis*.

2. Au-dessus vient un niveau calcaire à *Hemiaster madagascariensis*, forme très

abondante dans le Crétacé supérieur de la côte orientale de Madagascar, et *Hemipeustes striatoradiatus* que l'on rencontre dans le Crétacé supérieur de Hollande, des Pyrénées, de l'Algérie et de l'Inde.

Ainsi les venues basaltiques du Sud de Madagascar sont post-turoniennes et anté-sénoniennes (1).

Cette fin du Crétacé apparaît donc comme une ère de diastrophisme intense à la fois pour Madagascar et pour les autres fragments du continent de Gondwana.

VI. — RÉSULTATS GÉNÉRAUX DE L'ÉTUDE STRATIGRAPHIQUE.

De cet examen sommaire des formations permienes de Madagascar et de leurs relations stratigraphiques avec les terrains plus anciens et les terrains plus récents, on peut tirer quelques conclusions d'ordre général.

1^o Le régime transgressif des termes supérieurs du Permien par rapport aux termes inférieurs est un exemple très net de transgression limnique ou, plus exactement, de transgression lagunaire.

Suess (2) a montré que les dépôts continentaux du Carbonifère supérieur et du Permien s'étaient progressivement avancés sur le sol de la Bohême, « remplissant d'abord les dépressions puis nivelant uniformément le pays ». C'est une transgression d'eau douce que la « mer n'a pas suivie », mais Suess estime qu'elle se rattache à des déplacements correspondants des lignes de rivage : la transgression limnique est en liaison avec une transgression marine concomitante.

A Madagascar, nous avons affaire à des dépôts lagunaires et non à des dépôts d'eau douce. Ces lagunes prolongent ainsi, à l'intérieur des continents, le niveau marin. Marcel Bertrand (3) a appelé l'attention sur la manière très générale dont les couches lacustres se terminent dans les couches marines et a montré que tous les bassins tertiaires avaient eu leur bordure de lagunes (argiles à lignite du Bassin de Paris, de l'Allemagne du Nord, de la Hongrie).

Le bassin permien marin de Madagascar, dont nous ne connaissons pas encore l'emplacement, a eu également sa bordure de lagunes, représentée par les grès de Benenitra, de Ranohira, du Mont Éлива.

Nous pouvons suivre, pendant le dépôt des couches à *Gangamopteris*, des argiles et grès rouges, des couches à Reptiles, nous pouvons suivre l'avancement progressif, très lent sans doute, mais continu, de cette série sur le massif cristallin. Et comment expliquer cette transgression si l'on n'admet qu'elle est en liaison avec un relèvement des lignes de rivage ?

(1) On connaît, sur la Sakamena et l'Irangotsy, des filons de limburgite à facies très récent riche en enclaves de nodules à olivine.

(2) ED. SUSS, La face de la terre, traduction française, t. II, p. 408.

(3) MARCEL BERTRAND, Sur les bassins houillers du Plateau central de la France (*Bull. Soc. géol. de France*, 3^e série, XVI, 1887-1888, p. 517-528).

Cette transgression des grès supérieurs sur les inférieurs indique l'existence d'une mer que l'on ne voit pas, dont on n'a pas encore trouvé de traces, mais qui est sûrement très voisine. Et, si au lieu de nous cantonner dans le Permien nous montons dans la série géologique ; si, au lieu de considérer seulement le Sud de Madagascar, nous considérons l'immense formation gréseuse qui se poursuit avec une remarquable homogénéité le long du massif cristallophyllien central, nous sentons en quelque sorte l'avancée de cette mer (dont nous connaissons d'ailleurs l'existence dans le Nord de l'île, au Trias) (1), avancée qui a pour répercussion la transgression des grès triasiques sur les grès permien. A partir du Lias supérieur et du Jurassique inférieur, la transgression devient de plus en plus forte, et alors c'est la mer elle-même que nous retrouvons partout, avec ses dépôts fossilifères du Sambirano, de l'Ankara, de la région de Tsakabalala, qui indiquent que le bras de mer que nous nommons canal de Mozambique est maintenant formé.

2° Les coupes générales données plus haut et qui vont du massif cristallophyllien au Lias nous révèlent une succession continue avec structure concordante. Du Lias au Tertiaire, c'est-à-dire dans les terrains qui s'étendent de la Teheza à la mer, on a un régime de côtes déterminé par l'érosion des affluents subséquents de l'Onilahy et non par des failles.

Une telle morphologie est générale dans toute la région occidentale de Madagascar. MM. L. Bertrand et L. Joleaud (2) l'ont retrouvée plus au Nord, entre la Tsiribihina et le Mangoky, et une coupe générale des terrains sédimentaires, que j'ai relevée de Maevantanana à Majunga, m'a montré la même disposition.

On a longtemps considéré le plateau central de Madagascar comme un « horst », c'est-à-dire comme un pilier fixe, autour duquel les terrains sédimentaires se sont affaissés. Avec les progrès de nos connaissances stratigraphiques sur la partie occidentale de l'île, cette notion apparaît comme un peu trop absolue. Le socle hercynien a été soulevé, à une date récente, en forme de bombement dissymétrique. Sur la côte orientale, c'est-à-dire du côté de la pente la plus forte, les dislocations sont bien visibles et se présentent sous forme de dénivellations méridiennes. Dans la région occidentale de l'île, le soulèvement a été plus lent, et la topographie révèle, dans le modelé du massif hercynien, les traces de plusieurs cycles d'érosion (au moins deux) que l'on pourra sans doute raccorder avec les différentes phases de l'histoire des terrains sédimentaires.

Ainsi la topographie actuelle résulte avant tout, dans l'Ouest et le Sud-Ouest malgache, de cycles d'érosion déclenchés par des mouvements relativement récents du sol. Le plateau central de Madagascar doit donc être considéré comme un des points

(1) H. DOUVILLÉ, Sur la découverte du Trias marin à Madagascar (*Bull. Soc. géol. Fr.*, X, 1910, p. 124-133). Voir aussi A. MERLE, Notes sur les poissons fossiles de la région d'Andavakoera, Nord de Madagascar (*Bull. Acad. malg.*, 1908, p. 13-14) ; A. MERLE et FOURNIER, Sur le Trias marin du Nord de Madagascar (*Bull. Soc. géol. Fr.*, X, 1910, p. 660-664).

(2) L. BERTRAND et L. JOLEAUD, Sur quelques faits nouveaux relatifs aux terrains jurassiques et crétacés de l'Ouest de Madagascar (*C. R. Acad. Sc.*, CLXXVIII, 1924, p. 1012).

hauts de ces vastes ondulations qui ont affecté au Tertiaire l'ancienne chaîne hercynienne avec les bassins où s'est conservée la couverture sédimentaire. En Europe, ces ondulations se rattachent aux mouvements alpins; à Madagascar, où leur genèse est moins facilement explicable, elles ont eu moins d'ampleur, mais ont déterminé néanmoins les grandes lignes du relief actuel.

VII. — LES FORMATIONS PERMO-TRIASIQUES DE MADAGASCAR ET LE CONTINENT DE GONDWANA.

Les terrains permien de Madagascar prennent place dans une puissante formation gréseuse dont ils ne constituent qu'une faible partie; ils entrent en même temps dans le cadre de l'immense continent de Gondwana. Par suite, pour donner à leur étude toute son importance et sa signification, il faut replacer ces formations dans l'ensemble stratigraphique et géographique plus vaste qui les explique, autrement dit résumer les observations faites sur les autres points de la terre de Gondwana. Le rapprochement et la confrontation de toutes ces données apporteront quelque lumière sur cette période.

Afrique australe. — J'ai déjà donné les caractères généraux des formations de Gondwana dans la Province du Cap, au Transvaal et dans l'État libre d'Orange, je n'y reviendrai pas ici. Par contre, j'insisterai sur le Congo belge qui commence à être bien connu.

Congo belge (1). — La vaste dépression que constitue le bassin du Congo est constituée, au point de vue géologique, par deux groupes de formations bien distinctes: d'une part, un substratum plissé et métamorphisé; d'autre part, des couches sensiblement horizontales recouvrant les terrains plissés en stratification discordante. Les terrains cristallophylliens forment les crêtes qui, de toutes parts, bordent la cuvette centrale: au Nord, la crête qui sépare le bassin du Congo du bassin du Tchad; à l'Est, les massifs du Katanga et de l'Afrique orientale; au Sud, la crête de partage des bassins fluviaux Congo-Zambèze, et enfin les monts de Cristal à l'Ouest. Au centre de la dépression se trouvent les dépôts horizontaux qui seuls nous intéressent ici.

Ces sédiments avaient d'abord été considérés comme des dépôts lacustres, et le lac dans lequel ils se seraient déposés aurait correspondu à la dépression topographique actuellement existante.

Cette hypothèse est maintenant abandonnée. Sans parler de la nature des sédiments qui pouvait difficilement faire admettre une origine lacustre, l'étude des deux systèmes entre lesquels se répartissent ces formations horizontales: système de Kun-

(1) La plupart des publications relatives au Congo belge ont paru dans les *Annales de la Société géologique de Belgique. Publications relatives au Congo belge et aux régions voisines.*

delungu à la base, systèmes de Lualaba et de Lubilache au sommet, a amené les géologues belges à distinguer toute une série de facies différents dont la répartition ne correspond en aucune façon à la dépression actuelle. Ce sont des mouvements bien postérieurs aux dépôts de ces couches qui sont la cause de cette répartition, et la topographie que l'on a maintenant sous les yeux résulte d'un rajeunissement du relief. Il est donc permis de supposer une couverture transgressive dépassant de beaucoup les limites des affleurements visibles, et la proximité de l'Afrique australe, jointe à l'analogie des sédiments, fait immédiatement penser à une corrélation possible entre les dépôts des deux régions. C'est ce parallélisme que nous allons chercher à établir.

Cette liaison probable, des grès horizontaux du bassin du haut Congo avec les formations du Sud de l'Afrique, avait déjà été indiquée par Suess (1). Cornet (2) confirmait ces vues et était amené à distinguer, dès 1894, dans le complexe gréseux qui surmonte le substratum plissé, trois systèmes :

- 1° A la base, le système de Kundelungu ;
- 2° Le système de Lualaba ;
- 3° Le système de Lubilache.

Pour Cornet, le système de Kundelungu est d'âge permo-carbonifère et les systèmes de Lualaba et de Lubilache sont équivalents à la partie supérieure de Karroo.

Ball et Shaler (3), ainsi que Mathieu, considèrent les couches de Lualaba et celles de Lubilache comme les deux facies d'une même série ; par contre, Passau, Hornemann et divers autres géologues admettent la superposition du système de Lubilache au système de Lualaba.

Au Congo, comme d'ailleurs en Afrique australe, au Brésil, à Madagascar, les termes supérieurs sont transgressifs par rapport aux termes inférieurs.

Couches de Kundelungu. — Elles n'ont fourni jusqu'à présent que des débris végétaux indéterminables. Leur facies, leur association avec un conglomérat glaciaire qu'elles surmontent, ont conduit les auteurs à les considérer comme synchroniques des séries de Dwyka et d'Ecce.

Couches de Lualaba. — Les restes fossiles y sont également très rares et l'on ne possède à peu près aucune donnée stratigraphique sur les divers gisements. On n'a, jusqu'à présent, recueilli que des Poissons et des Entomostracés. Les Poissons, décrits par Leriche (4), se rapportent aux genres *Peltopleurus*, *Pholidophorus* et *Lepidotus* (cette dernière forme est très fragmentaire) ; tous proviennent des environs de Stanleyville. Les Entomostracés, découverts en divers points de la région qui s'étend entre Stanleyville et Ponthierville, comprennent, selon Leriche,

(1) ED. SUESS, La face de la terre, traduction française, t. I, p. 531.

(2) J. CORNET, Les formations post-primaires du bassin du Congo (*Ann. Soc. géol. Belg.*, XXI, 1894).

(3) BALL et SHALER, Contribution à l'étude géologique de la partie centrale du Congo belge (*Ann. Soc. géol. Belg.*, annexe XXXIX, t. III, 1913, p. 199).

(4) M. LERICHE, Les Poissons des couches de Lualaba (Congo belge) (*Revue zool. africaine*, vol. I, fasc. 2, 1911).

un Ostracode, *Darwinula globosa* et un Phyllopode, *Estheriella lualabensis*; on connaît aussi des débris d'*Estheria*.

Pour Leriche, les couches de Lualaba appartiennent au Trias supérieur.

Couches de Lubilache. — Au point de vue lithologique, ce niveau présente l'analogie la plus étroite avec la série de Stormberg; au point de vue paléontologique, il est à peu près stérile. — On n'y a recueilli que quelques débris de carapaces appartenant aux genres *Estheria* et *Darwinula*.

La comparaison des couches de Lubilache et de Lualaba aux séries de l'Afrique australe présente de grandes difficultés.

Le seul genre commun aux deux régions, dans l'ensemble des Poissons de Lualaba, est le genre *Pholidophorus* qui a été décrit des couches de Burghersdorp (partie supérieure du Karroo). Le genre *Lepidotus* est une forme de la même famille que *Semionotus* que l'on rencontre dans la série de Cave sandstone; ce type du Congo est d'ailleurs primitif. *Estheriella lualabensis* est identique à une forme du Rhétien d'Écosse et en même temps très voisine d'*Estheria Greyi* de la portion moyenne des couches de Beaufort.

Il est bien difficile, avec ces simples données, d'arriver à un résultat précis. Il est fort probable que les fossiles recueillis proviennent de niveaux différents et que, par suite, la série de Lualaba doit correspondre à un complexe de plusieurs zones. On peut considérer, avec beaucoup de vraisemblance, la base de la série comme équivalente au sommet de la série de Beaufort, et la partie supérieure comme correspondant au groupe de Stormberg ou tout au moins à une partie de ce groupe.

Pour le système de Lubilache, Cornet, Maufe, Molyneux, etc., ont montré depuis longtemps son identité, au point de vue lithologique, à la série de Stormberg, et l'*Estheria* décrite par Leriche serait, selon Haughton, identique à la forme des Cave sandstone.

De cet ensemble de considérations nous pouvons tirer deux résultats encore bien vagues et provisoires :

1° La grande probabilité du synchronisme d'une partie des couches de Lualaba et de celles de Lubilache qui représenteraient deux facies différents d'une même formation.

2° L'équivalence de cette formation à la partie supérieure du Karroo et à la série de Stormberg de l'Afrique australe.

Territoire du Tanganika. — Nous ne savons encore que fort peu de chose sur l'extension de la série de Karroo dans le territoire du Tanganika. En 1900, W. Bornhard signalait, dans la région de Tanga, des restes de végétaux rapportés par Potonié aux genres *Ullmannia* et *Voltziopsis*. En se plaçant à un point de vue purement stratigraphique, Bornhard considérerait ces couches comme appartenant au même horizon que celles du Nyassa et de la rivière Rufigi, qui contiennent le genre *Glossopteris*.

Enfin, toujours de la région de Tanga, Haughton (1) signalait récemment le Reptile *Tangasaurus*.

Madagascar. — La série continentale malgache ne semble pas moins complète que la série africaine. Au-dessus des couches grés-schisteuses renfermant la flore à *Glossopteris*, les Amphibiens et les Reptiles dont j'ai parlé plus haut, s'étend une série de grès grossiers, d'épaisseur variable, et dont les caractères lithologiques ont été bien indiqués par H. Perrier de la Bathie.

Ces grès grossiers s'allongent, parallèlement au massif cristallin, du Nord au Sud de l'île, formant un ressaut qui encadre avec les terrains anciens, dans les régions où elle est bien indiquée, la dépression périphérique. La chaîne d'Andavakoera-Kalabenono au Nord, les collines gréseuses situées à l'Est de l'Ikavaho et de l'Ankara, une partie de la région du Cap Saint-André, enfin, dans l'Ouest et le Sud-Ouest de l'île, les collines et les plateaux du Bemarha, du Makay et de l'Isalo, sont formés par les différentes assises de cette formation gréseuse. Celle-ci est recouverte, dans le Nord-Ouest de l'île, par les calcaires liasiques de la région d'Ampasindava et de l'Ikavaho, dans l'Ouest, par le Lias supérieur de l'Ambongo, et enfin, au Sud de l'Onilahy, par le Jurassique inférieur.

Au point de vue lithologique, ces grès présentent de grandes analogies avec ceux du Congo et ceux de la série de Stormberg.

Au point de vue paléontologique, ils n'ont fourni jusqu'à présent que de rares fossiles : des bois silicifiés, des Esthéridés, des Mytilidés et des Poissons. Les Esthéridés, qui appartiennent sans doute à plusieurs genres, sont voisins des formes du Congo et de l'Inde. Leur valeur stratigraphique est évidemment très faible; leur présence, dans ces trois régions, témoigne seulement de conditions climatiques identiques, et par là suggère l'idée d'un rapprochement possible.

Les Poissons sont beaucoup plus intéressants et permettent de préciser les relations paléo-géographiques de Madagascar avec l'Afrique australe. Smith-Woodward (2) a indiqué, dès 1910, la présence d'un Crossoptérygien, *Cœlacanthus madagascariensis*, dans la région d'Andavakoera. En 1913, Broom (3) décrivait des couches supérieures du Karroo, sous le nom de *Cœlacanthus africanus*, une forme absolument identique. Le genre *Cœlacanthus* est très répandu dans le Paléozoïque supérieur de l'Europe et de l'Amérique du Nord. Ce que je dirai plus loin de l'âge de la série de Beaufort montrera qu'il se trouve à un niveau sensiblement équivalent à Madagascar et en Afrique australe.

Toujours des collines gréseuses d'Andavakoera, mais peut-être à un niveau

(1) S.-H. HAUGHTON, On reptilian remains from the Karroo beds of East Africa (*Quart. Journ. Geol. Soc.*, vol. LXXX, 1924, p. 1-11).

(2) A. SMITH-WOODWARD, On some permo-carboniferous fishes from Madagascar (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 8, ser. V, 1910).

(3) R. BROOM, The fossil fishes of the upper Karroo beds of South Africa (*Ann. South Afr. Mus.*, vol. VII, 1909).

stratigraphique différent, Priem (1) a signalé le genre *Semionotus*, qui, en Afrique, a été trouvé dans la série de Stormberg. Dans l'Ouest de Madagascar (vallée du Sakeny), des restes de Poissons ont été rapportés avec doute, par Priem, au genre *Ptycholepis*. Ils me paraissent devoir être plutôt rapprochés du genre *Colobodus* déjà signalé dans le Trias d'Europe. Enfin, Priem a décrit une plaque palatine de *Ceratodus*, trouvée près de Folakara (environs d'Ankavandra). Cette plaque a une forme tout à fait spéciale qui la rapproche de *C. Capensis* décrit par Broom (2) et de *C. Kannemeyeri* décrit par Seeley (3). Il est même fort possible que la forme de Madagascar et *C. Kannemeyeri* ne constituent qu'une seule espèce. Les deux espèces africaines ont été recueillies dans la série de Stormberg; j'ajouterai que *C. Kannemeyeri* et aussi *C. madagascariensis*, par le nombre et la forme de leurs crêtes dentaires, ressemblent beaucoup à *C. Guilielmi* Plieninger, du Trias d'Europe.

Toutes ces données sont évidemment imprécises et il est encore difficile d'établir une échelle stratigraphique bien nette pour l'ensemble des grès grossiers de Madagascar. Elles permettent cependant de mieux voir les liens étroits qui, pendant plusieurs périodes géologiques, ont existé entre Madagascar et l'Afrique.

Brésil (4). — Les terrains cristallins du grand plateau méridional plongent, au Nord-Ouest, sous une couverture sédimentaire présentant elle-même un fort pendage Ouest, grâce auquel on voit affleurer, quand on va dans la direction du Parana, des couches de plus en plus récentes.

Le contact, entre les grès dévoniens qui forment la première zone sédimentaire et les terrains cristallins, est jalonné par une ligne de côtes, la Serrinha, haute de 50 à 200 mètres. Vient ensuite la série permo-carbonifère. Au Nord du 24° de latitude Sud, elle repose directement sur le cristallin. Toute cette zone permo-carbonifère s'étend en croissant de Faxina et d'Itapetininga au Sud, à Casa Branca et Mococa au Nord. Sa plus grande largeur est dans le bassin du Tieté, depuis Ytu jusqu'au confluent du Piracicaba. A l'Ouest, une nouvelle ligne de crête marque la limite de la série permienne : c'est l'escarpement de Botucati.

Ce complexe grés-schisteux présente, dans l'État de Parana, la succession suivante :

6. Série éruptive de Serra Geral.
5. Grès de Botucati.
4. Série de Rio Rasto.

(1) F. PRIEM, Paléontologie de Madagascar : XII. Les Poissons fossiles (*Annales de Paléontologie*, t. XIII, 1924, p. 107-132).

(2) R. BROOM, ouvr. cité.

(3) H.-G. SEELEY, On *Ceratodus Kannemeyeri* (*Geol. Mag.*, vol. IV, 1897, p. 543).

(4) Voir J.-C. BRANNER, Outlines of the geology of Brazil to accompany the geologic map of Brazil (*Bull. Geol. Soc. Amer.*, XXX, 1919, p. 189).

3. Série de Passa Dois { Calcaires de Rocinha.
Groupe d'Estrada Nova.
Groupe d'Iraty.

2. Série de Tubarao.

1. Série d'Itarare.

Ces divers niveaux n'ont encore fourni qu'un petit nombre de restes fossiles, assez cependant pour permettre un rapprochement avec l'Afrique australe.

La série d'Itarare renferme des dépôts glaciaires, avec, à sa partie supérieure, une faune de Lamellibranches et de Gastéropodes marins.

Dans les couches de Tubarao apparaît la flore à *Gangamopteris*.

Dans le groupe d'Iraty, base de la série de Passa Dois, on rencontre les Reptiles proganosauriens *Mesosaurus* et *Stereosternum*.

Dans la série de Rio Rasto on rencontre également deux genres de Reptiles : *Erythrosuchus* et *Scaphonyx* qui permettent de paralléliser ces couches avec la partie terminale de la série de Beaufort. De ce même niveau provient une faune de Lamellibranches : *Solenomorpha similis*, *S. intermedia*, *S. altissima*, *S. deflexa* et *Sanguinolites elongatus*, genres caractéristiques du Permien (1).

Enfin, les couches de Botucati ont fourni le genre *Erythrosuchus* et la série brésilienne se termine, comme la série africaine, par un niveau éruptif.

Je signale, pour mémoire, que l'on connaît en République Argentine et aux îles Falkland des dépôts à plantes, recouvrant un conglomérat glaciaire et appartenant à la formation de Gondwana.

Indes, Australie, Nouvelle-Galles du Sud. — Je n'ai, pour ces diverses régions, que très peu de choses à ajouter aux faits connus.

Aux Indes, on connaît des restes d'Amphibiens rapportés aux genres *Archegosaurus* que l'on rencontre dans le Permien inférieur d'Europe, *Brachyops* qui a été signalé en Nouvelle-Galles du Sud, et enfin des fragments de Théromorphes appartenant au genre *Dicynodon*.

En Australie, la série d'Hawkesbury renferme divers Poissons identiques génériquement, et peut-être aussi spécifiquement, aux formes africaines. On y retrouve par exemple le genre *Atherstonia* de la série de Beaufort et de Madagascar et un *Ceratodus* très voisin de *C. Kannemeyeri*. Il est intéressant d'insister, au point de vue stratigraphique, sur la vaste répartition de ce type particulier de *Ceratodus*. Il a été déjà signalé en Europe dans le Muschelkalk de Hoheneck, en Afrique dans la série de Stormberg, à Madagascar dans les couches d'Ankavandra ; il a été également décrit des couches de Gondwana de l'Inde (niveau de Nagpur), sous le nom de *C. Hislopianus*.

Enfin, dans la Nouvelle-Galles du Sud, on a signalé les genres *Glossopteris* et *Thinnfeldia*, ainsi que des Poissons et des Labyrinthodontes très voisins de ceux

(1) K. HOLDHAUS, Sobre alguns Lamellibranchios fosseis do Sul do Brasil (*Monog. Serv. Geol. e Miner. do Brasil*, II, 1919).

de la série de Beaufort. Le tableau suivant résume les résultats de cette enquête sommaire (1) :

AFRIQUE.	CONGO.	MADAGASCAR.	BRÉSIL.
Série de Stormberg...	Lubilache et Lualaba (en partie).	Sommet des couches d'Ankavandra et de l'Isalo.	Grès de Botucati.
Série de Beaufort.....	Partie inférieure de Lualaba; Kundelungu (en partie).	Partie inférieure des couches d'Ankavandra et de l'Isalo; couches d'Andavakoera. Grès et schistes de Ranohira, de Benenitra et de l'Éliva.	Série de Rio Rasto.
Série d'Ecca	Kundelungu (en partie).	Série rouge et couches à <i>Gangamopteris</i> .	Série de Passa Dois (moins le groupe d'Iraty).
Série de Dwyka.....	Conglomérat glaciaire.	Conglomérat glaciaire.	Groupe d'Iraty. Séries de Tubarao et d'Itarare.

Corrélations entre les formations continentales paléozoïques et mésozoïques des deux hémisphères (2). — Après avoir suivi, dans leur extension géographique si vaste, les diverses parties du continent de Gondwana, après avoir tenté d'établir le synchronisme des divers niveaux, il me reste, en terminant, à essayer d'établir le parallélisme de ces formations avec celles de l'hémisphère boréal.

Toute tentative de corrélation entre des régions aussi éloignées ne peut être basée que sur une comparaison rigoureuse des faunes. On a insisté depuis longtemps sur les possibilités d'erreur d'une pareille méthode, mais, quand on ne tient compte que des grandes périodes géologiques, elle permet d'obtenir une approximation suffisante.

Si les Théromorphes et les Amphibiens présentent, par suite de leur morphologie compliquée, des variations structurales permettant leur emploi en stratigraphie, les faunes permienues possèdent malheureusement des caractères particuliers dans chaque continent, ce qui rend très difficile, sinon impossible, les comparaisons. Ainsi la faune de la série de Beaufort est une faune spéciale à l'Afrique australe (3) et qui, par suite, ne peut être d'aucune utilité en stratigraphie à cause de sa répartition géographique trop limitée. Par contre, avec les dépôts de Stormberg ou, plus exactement, avec la fin de la série de Beaufort (zone à *Cynognathus*), nous voyons apparaître, sur le continent de Gondwana, des types comparables à ceux des formations européennes.

(1) Dans ce tableau, j'ai volontairement laissé de côté l'Inde et l'Australie. Je n'aurais pu, en effet que reproduire, faute de documents paléontologiques suffisants, les parallélismes déjà donnés pour ces deux pays, et qui, sans aucun doute, ne correspondent pas aux parallélismes véritables.

(2) Voir sur cette question l'important travail de S.-H. HAUGHTON, The fauna and the stratigraphy of, the Stormberg Series (*Ann. South Afric. Mus.*, vol. XII, 1924, p. 323-465).

(3) Les Théromorphes de Russie sont peut-être génériquement identiques aux formes africaines. Mais leur étude est trop imprécise et leur figuration trop défectueuse pour que l'on puisse dès maintenant en tenir compte.

Nous allons donc pouvoir tenter d'établir un parallélisme entre la partie terminale des couches de Karroo et les séries de l'hémisphère boréal. Comme nous avons établi d'autre part l'âge des couches de Dwyka, nous encadrons la série de Beaufort entre deux formations bien datées.

Âge de la série de Stormberg. — La série de Stormberg est généralement considérée comme s'étendant du Rhétien au Jurassique inférieur. Cette conception est basée d'une part sur l'opinion de Seward (1), qui rapportait au Rhétien les végétaux des couches de Molteno, d'autre part sur l'existence, selon Broom (2), d'un vrai Crocodilien, voisin de *Pelagosaurus*, dans le Cave sandstone ; on sait qu'en Europe, le genre *Pelagosaurus* ne se rencontre que dans le Jurassique inférieur.

Du Toit a repris l'étude de la flore et il a trouvé l'association : *Glossopteris*, *Chiropteris*, *Pterophyllum*, *Callipteridium*, *Baiera*, *Thinnfeldia*, *Tæniopteris* qui est tout à fait triasique. Quant au prétendu Crocodilien de la série de Cave sandstone, le genre *Notochampsia*, Watson (3), puis Houghton (4) ont montré que c'était en réalité un Pseudosuchien voisin d'*Aëtosaurus*, type qui se rencontre dans le Trias supérieur d'Europe.

Les deux principaux arguments jusqu'ici invoqués pour déterminer l'âge de la série de Stormberg étant reconnus inexacts, il importe d'examiner à nouveau la faune de cette formation.

Commençons d'abord par la zone à *Cynognathus*. Broom y a signalé depuis longtemps la présence des genres *Capitosaurus* et *Trematosaurus*. Watson (5) a montré que tous les restes de *Capitosaurus* trouvés en Europe étaient localisés dans le Trias inférieur. *Trematosaurus* se rencontre également dans le Trias inférieur d'Allemagne. Il est donc naturel de placer la zone à *Cynognathus* dans le Trias inférieur.

Les couches de Molteno, qui surmontent stratigraphiquement la zone à *Cynognathus*, renferment un certain nombre de végétaux dont nous avons donné la liste plus haut et qui, selon Du Toit, sont nettement triasiques.

Les couches rouges (*Red beds*) ont fourni divers genres de Saurischiens caractéristiques du Trias européen. Le genre *Thecodontosaurus*, qui s'étend en Europe de la base du Muschelkalk à la partie moyenne du Keuper, se retrouve, selon Houghton, au sommet des Red beds. Les genres *Gresslyosaurus* et *Plateosaurus*, situés à la base des Red beds, se rencontrent au contraire en Europe, dans le Trias

(1) SEWARD, On a collection of fossil plants from South Africa (*Quat. Journ. Geol. Soc.*, LXIV 1908, p. 83-108).

(2) R. BROOM, On a crocodilian (*Notochampsia*) from the upper Stormberg beds of South Africa (*Geol. Mag.*, dec. V, vol. I, 1904, p. 502).

(3) D.-M.-S. WATSON, A sketch of classification of Pre-Jurassic Tetrapoda (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1917).

(4) S.-H. HAUGHTON, The fauna of the Stormberg series (*Ann. S. Afr. Mus.*, XII, 1924).

(5) D.-M.-S. WATSON, The structure and origin of the Amphibia. The « orders » Rachitomi and Stereospodyli (*Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, Ser. 8, vol. 209, 1919, p. 1-72).

supérieur et même le Rhétien. Par suite, comme l'a déjà fait remarquer Haughton, l'ordre de succession de ces trois genres se fait de façon inverse en Europe et en Afrique. Quoi qu'il en soit, on peut rapporter au Muschelkalk et à une partie du Keuper les couches de la série rouge. Enfin, la présence du genre *Notochamps* dans le Cave sandstone permet de placer ce dernier niveau dans le Trias supérieur, tout au plus peut-être dans le Rhétien.

Ainsi toute la formation qui, en Afrique australe, s'étend de la zone à *Cynognathus* au sommet de la série de Stormberg, correspond au Trias européen. Comme nous avons établi d'autre part l'âge carbonifère supérieur de la série de Dwyka, nous pouvons conclure que les séries d'Ecce et de Beaufort sont équivalentes à notre Permien.

Il est intéressant de noter qu'aux formations permienues européennes d'assez faible épaisseur, correspond, en Afrique australe, la masse puissante des dépôts de Karroo. Il y a là quelque chose de comparable à ce que l'on a déjà signalé pour les couches de passage du Crétacé au Tertiaire, représentées, en Amérique du Nord, par les formations de Laramie, Puerco et Torrejon et dont les équivalents européens sont constitués par les lambeaux sporadiques du Danien et du Montien.

Je donnerai, dans un dernier tableau, les corrélations qui me paraissent, par suite, devoir être établies entre les formations continentales anciennes de l'hémisphère boréal et les formations correspondantes de l'hémisphère austral, le type de ces dernières étant naturellement pris en Afrique australe.

HÉMISPHERE BORÉAL.	HÉMISPHERE AUSTRAL.
Carbonifère supérieur.....	Série de Dwyka.
Permien	Série d'Ecce et de Beaufort (moins la zone à <i>Cynognathus</i>).
Trias	Zone à <i>Cynognathus</i> et série de Stormberg, dont la partie supérieure est peut-être rhétienne.

La dislocation du continent de Gondwana. — L'idée d'une connexion primitive entre l'Inde et l'Afrique australe remonte à une date déjà ancienne et semble avoir été émise pour la première fois par Stow, en 1871 ; Blandford et Griesbach s'y sont ralliés et Suess a apporté les arguments décisifs.

L'analyse qui précède a montré l'extension, dans l'état actuel de nos connaissances, des dépôts qui constituaient cette terre de Gondwana. J'ai pu en même temps tenter d'établir le synchronisme de ces diverses formations et préciser un fait déjà connu. Au Brésil, en Afrique australe, au Congo, à Madagascar, en Australie, aux Indes, on trouve, reposant sur une base cristallophyllienne plissée et arasée, une série continentale s'étendant du Carbonifère supérieur au Rhétien et présentant, dans chaque région, une profonde ressemblance faunique et lithologique. A quel moment eut lieu

la dislocation de ce continent austral? Dans le cas du Brésil, des Indes et de l'Australie les documents précis manquent encore. Je me bornerai à l'étude de la séparation de Madagascar et de l'Afrique australe. On a cru pendant longtemps que cette disjonction avait eu lieu au Lias, par l'ouverture du canal de Mozambique; puis la découverte du Trias marin dans le Nord de Madagascar fit reporter au Trias inférieur la date de séparation des deux terres.

Si l'on examine le mode de répartition de ces dépôts triasiques malgaches, on voit qu'ils constituent une bande étroite, alignée sensiblement Est-Ouest, de l'embouchure de la Loky à celle du Sambirano. Au Sud du Sambirano, les dépôts marins ne sont représentés qu'à partir du Lias; le Trias et le Permien (quand il est visible) sont probablement lagunaires. C'est donc bien au Lias qu'a commencé l'ouverture du canal de Mozambique, et peut être n'a-t-elle été terminée qu'au Jurassique inférieur. Des connexions provisoires se sont établies avec l'Afrique au cours des temps secondaires et tertiaires, mais c'est au Lias ou peut-être seulement au Jurassique inférieur qu'a véritablement pris fin la masse continentale de Gondwana.

DEUXIÈME PARTIE

PALÉONTOLOGIE

GÉNÉRALITÉS

Les restes fossiles sont assez abondants en certains points de la série gréseuse permienne : région du Mont Éliwa, environs de Benenitra et de Ranohira. L'histoire de leur découverte se confond avec celui des progrès de nos connaissances géologiques dans cette région. J'en ai déjà parlé (1) et je n'y reviendrai pas.

Comme je me borne ici à l'étude des Vertébrés quadrupèdes, je résumerai au préalable ce que nous savons des autres groupes fossiles provenant de la même région. Ces fossiles se répartissent en végétaux et en Poissons.

Végétaux. — La première trace végétale a été signalée par M. Boule (2) qui fit connaître une empreinte foliaire de *Glossopteris* appartenant à l'espèce *indica*. Plus récemment, Fritel (3) signalait la présence des genres *Gangamopteris* et *Schizoneura* trouvés par H. Perrier de la Bathie dans la vallée de l'Ankazomanga. Le genre *Gangamopteris* est assez abondant et on le rencontre aussi dans les vallées de l'Imaloto, du Ianapera et de la Sakoa.

Poissons. — Jusqu'à présent on ne connaît qu'un seul genre, le genre *Atherstonia*, de la famille des Paléoniscidés (4). Priem (5) en a donné une description sommaire. Des découvertes récentes en Afrique australe et les progrès de nos connaissances sur l'évolution des Paléoniscidés donnent à cette forme une grande importance stratigraphique et paléontologique.

Tel est, brièvement résumé, ce que nous savons des groupes fossiles autres que les Vertébrés quadrupèdes. C'est évidemment très peu.

AMPHIBIENS

Je commence cette étude de la faune permienne de Madagascar par l'examen de restes d'Amphibiens Stégocéphales provenant des grès de la région de Ranohira.

(1) Voir plus haut, p. 8.

(2) M. BOULE, Sur l'existence d'une faune et d'une flore permienne à Madagascar (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXLVII, 1908, p. 502-504).

(3) P.-H. FRITEL, ouvr. cité.

(4) M. BOULE, Sur le Permien de Madagascar (*Bull. Soc. géol. Fr.*, t. X, 1910, p. 314-315).

(5) F. PRIEM, ouvr. cité.

Dans cette région, la rivière Menamaty, affluent de la rive gauche du Mangoky, a creusé, dans la zone de contact des terrains sédimentaires et cristallins, de profondes gorges qui entament, en de magnifiques coupes, les schistes et les grès du grand plateau de l'Isalo.

Les restes d'Amphibiens proviennent de l'endroit où la piste de Ranohira à Bero-roha traverse le lit du Menamaty, à 25 kilomètres au Nord de Ranohira (fig. 11). Ils ont été ramassés dans les parois des gorges creusées par le fleuve, et étaient accompagnés d'ossements de Reptiles.

ORDRE DES STÉGOCÉPHALES

Groupe des **Rachitomes**.

Genre RHINESUCHUS BROOM (1).

RHINESUCHUS cf. SENEKALENSIS van Høpen (2).

Pl. I, fig. 1, 2, 3, 4.

De cette forme, je n'ai eu que quelques fragments, parmi lesquels une mandibule presque complète trouvée par le capitaine Colcanap. C'est une branche gauche, brisée d'ailleurs à sa partie antérieure; elle atteint une longueur de 27 centimètres, et la longueur totale devait être de 32 centimètres environ.

Description et attribution générique. — La face latérale est fortement sculptée; les dents sont coniques et striées vers la base, et une cassure de la mâchoire, passant par l'axe de l'une d'elles, montre qu'elles sont implantées selon le mode pleurodonte. Les sutures sont pour la plupart bien conservées et on distingue assez facilement les différents os.

Avant de passer à l'examen de la composition de la mâchoire, il est nécessaire de justifier la terminologie employée.

Certains auteurs, en effet, qui ont étudié cette question, préoccupés de retrouver dans la mâchoire des Amphibiens Stégocéphales tous les os qui constituent celle des Reptiles, ont été ainsi conduits à des dénominations erronées; d'autres ont établi avec les os de la mandibule des Crossoptérygiens des homologues fort contestables. Pour nous prémunir contre ce genre d'erreurs, nous avons essayé de déterminer les homologues en nous basant sur la position des os et sur leurs connexions. Nous ne négligerons pas d'ailleurs de comparer notre pièce à la mâchoire des Reptiles qui présentent les rapports les plus sensibles avec les Amphibiens Stégocéphales.

(1) R. BROOM, On a new Labyrinthodont (*Rhinesuchus Whaitsi*) from the permian beds of South Africa (*Ann. S. Afric. Mus.*, vol. IV, 1908, p. 373-376).

(2) E. VAN HØPEN, Stegocephalia of Senekal (*Ann. Transv. Mus.*, 1915).

Face externe. — L'angle postérieur est formé par un os sculpté dont les stries s'irradient à partir d'un point situé dans la portion la plus basse de la mandibule. Ces stries s'anastomosent, formant une sorte de dessin hexagonal ou losangique (Pl. I, fig. 1).

L'os qui les porte peut être appelé *angulaire*, par analogie avec l'os qui occupe la même position chez les Reptiles. Il se recourbe en dessous et passe à la face interne de la mandibule.

L'angulaire est surmonté par un os creusé d'une facette articulaire destinée à recevoir le carré; cet os correspond à l'*articulaire* des Reptiles. Entre l'articulaire et l'angulaire, les Reptiles présentent un os bien développé, le *surangulaire*, dont on ne trouve pas trace dans notre forme de Madagascar. Broom (1) a décrit chez *Trimerorachis* un surangulaire de petite taille; Williston (2) n'a pu le retrouver et considère qu'il n'existe pas chez les Stégocéphales. Notre pièce vient à l'appui de cette opinion, et il semble bien que l'on puisse conclure à l'absence générale de surangulaire chez les Amphibiens Stégocéphales.

L'apophyse postarticulaire n'existe pas, et, à sa place, on voit simplement une légère protubérance. Chez les Anoures, dont le crâne présente une grande analogie avec celui de formes telles qu'*Eryops*, *Rhinesuchus*, etc., cette apophyse est, par contre, très développée et donne insertion aux abaisseurs de la mandibule qui, d'autre part, s'attachent à la région postérieure du crâne. L'absence de cette apophyse chez les Stégocéphales a fait parfois admettre une migration de l'insertion musculaire vers la face interne de la mandibule (3). Nous voyons que la légère protubérance postarticulaire de notre échantillon nous permet au contraire de concevoir une disposition très semblable à celle des Anoures.

En connexion avec l'angulaire et l'articulaire, et portant les dents, on a le *dentaire*, dont la partie antérieure, sur notre échantillon, est brisée.

Sous le dentaire, et se recourbant sur la face interne où il prend un grand développement, se trouve un os que l'on pourrait considérer, par analogie avec les Reptiles, comme l'*operculaire* (*splénial*). Mais Williston a montré que sur les échantillons bien conservés de *Trimerorachis*, l'os correspondant à l'*operculaire* des Reptiles était divisé en deux portions: l'une antérieure, l'*operculaire* proprement dit, l'autre postérieure, le *postoperculaire*. La cassure de notre échantillon ne nous permet pas de vérifier s'il en est bien ainsi dans notre forme, mais par trop de caractères il se rapproche de *Trimerorachis* pour qu'il puisse en être autrement.

Nous appellerons donc *postoperculaire* cet élément, considérant le *postoperculaire* et l'*operculaire* des Stégocéphales comme les homologues de l'*operculaire* des Rep-

(1) R. BROOM, Studies on the permian temnospondylous Stegocephalians of North America (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. XXXII, 1913, p. 563-595).

(2) S.-W. WILLISTON, Osteology of some american permian vertebrates (*Journ. Geol.*, 1914). *Trimerorachis*, a Permian temnospondyl Amphibian (*Journ. Geol.*, vol. XXIV, 1916, p. 246-255).

(3) L.-A. ADAMS, A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates (*Ann. New York Acad. Sc.*, vol. XXVIII, 1919, p. 51-166).

tiles. Si nous comparons cette structure à celle présentée par les Poissons Crossoptérygiens, nous pouvons homologuer l'operculaire à leur premier infradentaire et le postoperculaire aux infradentaires intermédiaires.

Face interne. — La face interne se laisse difficilement interpréter, par suite de la présence d'une gangue gréseuse qu'il n'a pas été possible de faire disparaître complètement (Pl. I, fig. 2).

Cette face interne est constituée en grande partie par l'operculaire. Au-dessus de cet operculaire, et également en connexion avec le dentaire et l'articulaire, on a un os très allongé, couvert de nombreux petits denticules. Nous estimons que cet os est l'homologue du *complémentaire* des Reptiles. Sur les mâchoires de *Trimerorachis* et d'*Eryops*, Broom et Williston ont décrit un complémentaire formé de trois éléments. Il est impossible de distinguer ces trois éléments dans notre forme; de plus, les denticules du dentaire, distribués chez *Trimerorachis* en trois aires distinctes, sont ici répartis uniformément. C'est là une analogie profonde avec *Rhinesuchus Whaitsi* et *R. senekalensis* de l'Afrique australe.

La gangue gréseuse empêche de délimiter avec exactitude le préarticulaire, mais laisse apercevoir la fosse supra-meckelienne, beaucoup plus petite que chez *Eryops* et *Trimerorachis*, mais sensiblement de même dimension que chez *Rhinesuchus Whaitsi* et *R. senekalensis*. Si nous nous reportons au crâne des Anoures, dont la morphologie est le meilleur guide dans l'interprétation de celui des Stégocéphales, nous voyons que cette fosse supra-meckelienne donne insertion aux muscles temporaux (masséter et ptérygoïdien).

Dents. — Elles sont de deux sortes (Pl. I, fig. 3 et 4) : les unes de grande taille, sur le dentaire, les autres, petites, sur le complémentaire. Ces dernières, en très grand nombre, sont comparables à celles signalées chez *Trimerorachis* et *Rhinesuchus*; comme nous l'avons vu, elles présentent le même mode de répartition que dans ce dernier genre. Les plus grandes sont coniques et striées à leur partie inférieure.

Attribution générique. — Comme M. Boule (1) l'a déjà signalé, les caractères de cette mandibule permettent de la rapprocher d'*Eryops* et d'*Actinodon*, par suite de placer le genre auquel elle appartient dans le groupe des Rachitomes.

Des découvertes récentes, en Afrique australe, nous permettent d'établir sa position systématique exacte.

En 1908, Broom (2) signalait quelques pièces appartenant au crâne d'un Amphibien Stégocéphale nommé par lui *Rhinesuchus Whaitsi*. Il rapportait à ce genre les fragments décrits par Lydekker sous le nom d'*Eryops africanus* et la forme européenne figurée par Ammon (3) sous le nom de *Macromerium Gumbeli*.

(1) M. BOULE, Sur le Permien de Madagascar (*Bull. Soc. géol. de Fr.*, X, 1910, p. 314-315).

(2) R. BROOM, On a new Labyrinthodont.... (*Ann. South Afric. Mus.*, 1908, p. 373-376).

(3) L. V. AMMON, Die permischen Amphibien der Rheinpfalz, 1889, p. 1-119.

En 1915, Van Høepen (1) décrivait, de la zone à *Cisticephalus* de l'État libre d'Orange, des restes d'un Stégocéphale auquel il attribuait le nom de *Myriodon senekalensis*. L'intérêt de sa description est malheureusement diminué par le mauvais état des reproductions photographiques qui rendent difficiles les comparaisons. La mâchoire inférieure présente la plus étroite ressemblance avec celles d'*Eryops* et de *Rhinesuchus Whaitsi*. Elle est aussi tout à fait comparable, sinon identique, à notre échantillon de Madagascar : analogies dans les sutures, dans la forme et l'implantation des dents, dans la morphologie du complémentaire et le mode de distribution de ses denticules.

A peu près en même temps que Van Høepen, Haughton (2) décrivait un crâne très bien conservé de *Rhinesuchus Whaitsi* et un squelette complet de *Myriodon senekalensis*. Il replaçait, et avec raison, cette dernière forme dans le genre *Rhinesuchus*. Il en précisait en même temps la structure et, ainsi que celle de Van Høepen, sa description nous montre une identité complète entre *Rhinesuchus* et notre échantillon de Madagascar. L'état par trop incomplet des pièces que nous possédons ne nous permet guère de donner un nom spécifique à cet Amphibien. Il est un peu plus grand que *R. Whaitsi* et un peu plus petit que *R. senekalensis*, tout en étant plus voisin de celui-ci que de celui-là (3). Mais on ne peut dire si cette différence de taille entre les trois formes correspond à de simples variations individuelles.

Au point de vue stratigraphique, *R. Whaitsi* appartient à la zone à *Endothiodon*, *R. senekalensis* à la zone à *Cisticephalus*, c'est-à-dire aux deux zones qui se suivent à la partie supérieure de la base de la série de Beaufort. Les couches de Ranohira se placent à un niveau équivalent ; elles correspondent donc très probablement à la zone à *Cisticephalus*.

Histoire et migrations de certains os de la mandibule (4). — Deux os, dans la mâchoire des Vertébrés, présentent un grand intérêt par les changements topographiques qu'ils subissent en passant d'une classe à une autre : ce sont l'operculaire et l'angulaire.

L'operculaire (où plus exactement le postoperculaire et l'operculaire proprement dit) correspond, ainsi que Branson (5) l'a établi, à l'infradentaire des Crossoptérygiens (*Megalichthys*, *Rhizodopsis*). Cet infradentaire est situé sur la face externe de la mâchoire ; l'operculaire, à partir de l'Amphibien embolomère *Loxomma*,

(1) E.-C.-N. VAN HØEPEN, Stegocephalia of Senekal (*Ann. Transvaal Mus.*, 1915).

(2) S.-H. HAUGHTON, On the genus *Rhinesuchus* Broom, with notes on the described species (*Ann. South Afric. Mus.*, vol. XII, 1915, p. 65-77).

(3) Haughton rapporte au genre *Rhinesuchus* un crâne et une mâchoire inférieure provenant de la zone à *Cisticephalus*. C'est une forme intermédiaire par la taille entre *R. Whaitsi* et *R. senekalensis*. Cette forme correspondrait donc à la forme malgache. Nous avons là une nouvelle présomption en faveur du synchronisme de la zone à *Cisticephalus* et des grès de Ranohira.

(4) Voir D.-M.-S. WATSON, *Batrachiderpeton lineatum*, a coal measure Stegocephalian (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1913).

(5) BRANSON, Structure and relationships of American Labyrinthodontidæ (*Journ. Geol.*, vol. XIII, 1905, p. 568-610).

commence à se recourber sur la face interne de la mandibule ; ce changement s'accroît avec *Rhinesuchus* où nous le voyons constituer une grande partie de la face interne de la mandibule ; enfin on sait que chez les Reptiles cet os est situé tout entier sur la face interne.

L'angulaire, qui est l'homologue sériel de l'operculaire, présente une histoire identique. Des Crossoptérygiens aux Reptiles, il tend à se développer de plus en plus sur la face interne de la mandibule, en réduisant sa partie externe.

Ce changement de position d'un os, si régulier au fur et à mesure que l'on s'élève dans la série des quadrupèdes, a été interprété, ainsi que divers autres caractères de la mandibule, comme établissant le passage de la classe des Amphibiens à celle des Poissons d'une part, à celle des Reptiles d'autre part.

Sans vouloir entrer ici dans la discussion de la valeur systématique et philosophique de la division en classes, je dois dire qu'attribuer une aussi grande importance à de tels caractères, c'est mal poser le problème. La différence entre la classe des Amphibiens et celle des Reptiles, par exemple, ne dépend pas de la forme d'un os ou d'un ensemble d'os, mais des rapports que ces os contractent entre eux, en un mot de l'architecture générale de l'animal (1). C'est donc la considération de l'architecture qui doit seule entrer en ligne de compte ; mais il était cependant intéressant de rappeler cette curieuse migration d'un même os dans la série des Vertébrés.

REPTILES

Les Reptiles qui constituent la partie la plus importante de cette étude sur la faune paléozoïque de Madagascar ne peuvent pas être placés dans les groupes actuels. Il est donc indispensable de les examiner d'abord en eux-mêmes, ensuite par rapport à la classification générale que certains d'entre eux nous conduiront à modifier.

Les divers groupements qui serviront de base à notre description sont ceux qui se présentèrent à notre esprit au cours des examens répétés que nous avons faits de ces formes. C'est donc la marche de nos observations qu'il suffira de retracer ici pour décomposer cette faune en éléments homogènes, c'est-à-dire constitués par des types voisins qui seront étudiables simultanément.

Un premier examen permet de distinguer trois grands groupes :

1^o Un groupe lacertiforme ;

2^o Un groupe de formes représentées seulement par des portions de colonne vertébrale caudale ;

3^o Un groupe de formes grêles, à os probablement creux.

Je décrirai séparément ces trois groupes, et c'est seulement à la suite de chacune .

(1) J. PIVETEAU, De l'importance des caractères structuraux dans l'interprétation de certains fossiles rangés dans les Reptiles (*C. R. Acad. Sc.*, t. 182, p. 160).

de ces descriptions que j'essaierai d'établir la position des formes étudiées dans la classification des Reptiles.

Mais, au préalable, je dois donner quelques renseignements sur les conditions de gisement et les modes de fossilisation.

Modes de gisement et fossilisation. — Les gisements fossilifères sont extrêmement localisés. Tous les Reptiles envoyés au Muséum par le capitaine Colcanap sont indiqués comme provenant de la région de la rivière Sakamena. Ceux que j'ai recueillis moi-même ont été trouvés, les uns au pied du mont Éлива (Sud de Betioky), les autres à un kilomètre environ à l'Ouest du gîte d'étapes nommé Sakamena (fig. 2 et 10).

La formation gréso-schisteuse dans laquelle on les rencontre est profondément attaquée par les agents atmosphériques, et les fossiles qu'elle contient sont mis à découvert par l'érosion intense qui en résulte. Les ossements sont toujours restés en connexion, mais ils ont été peu à peu détruits et, généralement, il n'en reste plus que l'empreinte en creux.

Ces empreintes sont conservées dans des nodules gréseux à grain très fin. Il semble que le fossile, et plus particulièrement sa région abdominale qui renferme toujours des cailloux de quartz, ait servi de centre d'attraction pour la formation du nodule. Ce mode de fossilisation peut expliquer l'absence presque générale des extrémités, tête et queue, trop éloignées du centre pour être englobées dans le nodule.

Dans la région de Benenitra et Ranohira, on rencontre des ossements isolés, enrobés dans des grès grossiers passant parfois à une véritable arkose. Les ossements ne sont plus en connexion, mais je n'ai jamais observé la moindre trace d'usure pouvant faire croire qu'ils aient été roulés par un courant.

Je commence l'étude des Reptiles par le groupe défini arbitrairement d'après l'aspect des formes qui le composent, groupe que j'ai nommé lacertiforme.

C'est le plus important et le plus intéressant de notre étude, tant au point de vue stratigraphique qu'au point de vue biologique.

Il comprend un grand nombre d'individus présentant des variations de taille assez importantes. Si l'on examine avec attention ces divers échantillons, on se convainc rapidement que les différences de taille ne correspondent point à des genres différents, idée qui vient tout d'abord à l'esprit, mais à des stades variés de croissance. En effet, les formes de petite taille sont toujours incomplètement ossifiées, les os des membres ne sont pas encore épiphysés, le carpe et le tarse n'ont pas encore dépassé le stade cartilagineux. Donc, à la conception de plusieurs espèces, il faut substituer celle d'un grand nombre de formes distinctes les unes des autres par l'âge.

L'âge ne constitue pas d'ailleurs leur seule différence, et, en nous basant sur d'autres caractères que ceux fournis par la taille, nous pourrions établir, dans cet

ensemble, deux subdivisions comprenant chacune à la fois des formes jeunes incomplètement ossifiées et des formes adultes ou tout au moins plus ossifiées.

Dans l'un des groupes ainsi définis, le cou est court, les coracoïdes circulaires, la main très réduite ; dans l'autre, le cou est plus long, les coracoïdes elliptiques, la main bien développée. Nous établirons tout un ensemble de caractères en corrélation avec ces deux types de structure.

Dans chaque groupe, je n'ai pu distinguer qu'une seule espèce, les différents fossiles se mettant en série parfaite d'après le degré de l'ossification.

J'étudierai successivement les deux formes ainsi définies d'une façon arbitraire, mais que je justifierai par la suite. Je décrirai, en suivant l'ordre indiqué par le développement de l'ossification, les divers échantillons se rapportant à chacune d'elles ; puis, me basant sur les exemplaires où les différentes pièces sont conservées dans leurs connexions naturelles, je rétablirai les divers organes et essaierai une reconstitution de chaque genre ; il me restera alors à les situer dans les cadres de la classification zoologique.

Diverses questions de morphologie générale seront examinées dans un chapitre spécial.

ORDRE DES ICHTHYOPTÉRYGIENS

SOUS-ORDRE DES **Mésosauriens.**

Le groupe des Mésosauriens ou Proganosauriens a comme type le genre *Mesosaurus*, créé par Gervais (1) pour un Reptile fossile provenant du Griqualand (Afrique australe) et qu'il rapprocha des « Lariosauriens ».

En 1885, Cope (2) décrivait, du Permien du Brésil, une forme qu'il nommait *Stereosternum* et qu'il plaçait avec doute dans les Amphibiens. Baur (3) montra les affinités de ce genre avec *Mesosaurus*, et, se basant sur la présence de cinq tarsiens chez *Stereosternum* et *Palæohatteria*, plaça ces diverses formes dans l'ordre des Proganosauriens qu'il considérait comme la souche des Reptiles.

De nouveaux fossiles découverts en Afrique australe furent étudiés par Seeley (4), qui rapprocha les Proganosauriens de Baur et les Neusticosauriens (Plésiosauriens primitifs) pour en faire l'ordre des Mésosauriens. Les Mésosauriens devenaient ainsi les types ancestraux des Sauroptérygiens, opinion qui fut admise par Boulenger et Furbringer.

Osborn (5) combattit vivement l'hypothèse de Seeley et montra que les ressem-

(1) GERVAIS, Zoologie et Paléontologie générales, t. I, p. 223.

(2) COPE, in *Palæont. Bull.*, n° 40, et *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 1885.

(3) BAUR, On the phylogenetic arrangement of the Sauropsidæ (*Journ. Morph.*, vol. I, 1887) et *Palæohatteria* and the Proganosauria (*Amer. Journ. Sc.*, 1889, p. 310).

(4) SEELEY, The Mesosauria of South Africa (*Quat. Journ. Geol. Soc.*, XLVIII, 1892).

(5) H.-F. OSBORN, The reptilian subclasses Synapsida and Diapsida (*Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, I, 1903).

blances entre Mésosauriens et Neusticosauriens sont purement adaptatives. Mais la conception qu'il substitua à celle qu'il combattait est non moins éloignée de la vérité. Il rapprocha en effet les Mésosauriens des Rhynchocéphales, rapprochement contredit par tout ce que nous savons de la structure de leur crâne et de l'ensemble de leur squelette. La région temporale de *Mesosaurus* ou de *Stereosternum* ressemble à celle des Ichthyosauriens, de même leur ceinture pectorale. C'est, par suite, à ce dernier groupe qu'il faut comparer les Mésosauriens, comme l'a montré récemment F. von Huene (1).

Nous chercherons à déterminer plus loin les rapports exacts de ces formes.

Les Mésosauriens ainsi définis comprennent les genres *Mesosaurus*, *Noteosaurus* et *Stereosternum*. Stratigraphiquement, ils sont localisés dans les couches de passage du Carbonifère au Permien (Dwyka en Afrique australe, Iraty shales au Brésil); géographiquement, ils n'ont été signalés, jusqu'à présent, qu'en Afrique australe et au Brésil.

Les couches de base de la série sédimentaire malgache m'ont fourni une série de Reptiles se présentant à des états d'ossification plus ou moins complets et qui me paraissent devoir être placés dans le groupe des Mésosauriens. Je décrirai successivement ces quelques formes, dans l'ordre du développement de l'ossification, et je justifierai ensuite la position systématique que je leur attribue.

Genre HOVASAURUS (2).

HOVASAURUS BOULEI gen. et sp. nov.

Pl. II, fig. 1, 2, 3. Pl. III, fig. 1, 2. Pl. IV, fig. 1, 2, 3, 4.

Stade A. — Cette forme (Pl. II, fig. 1) est vue par la face ventrale. Elle correspond au stade le plus jeune d'*Hovasaurus* que nous possédions. Cet état de jeunesse est bien indiqué par l'absence d'épiphyes et par un carpe et un tarse encore cartilagineux.

La région cervicale est absente et les vertèbres dorsales, vues par leur face inférieure, ne présentent rien de particulier. Douze caudales sont bien conservées. Leurs centres sont fortement évidés et les intercentres, bien visibles à ce stade, se prolongent en os en chevron très développés. Nous avons là l'indice d'un appareil nageoire très puissant, actionné par des muscles caudaux fortement irrigués. Les côtes sont longues, incurvées, et à extrémité distale dilatée.

La ceinture pectorale est bien visible, mais seuls la clavicule, le coracoïde et le scapulum semblent ossifiés. On ne voit ni épisternum ni sternum. Les clavicules sont

(1) F. VON HUENE, Ueber einen echten Rhynchocephalen... (*N. Jahrb. f. Min. Geol. u. Pal.*, 1910, p. 29-62). — ID., Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge, Berlin, 1922.

(2) Le nom d'*Hovasaurus* avait été donné par M. BOULE à l'un des Reptiles de Madagascar, au cours de l'examen rapide qu'il avait fait de ces formes.

sans doute soudées sur la ligne médiane; elles s'appuient très nettement, d'autre part, sur le scapulum. Scapulum et coracoïde sont séparés par une suture. Il est assez difficile de distinguer la forme du scapulum; par contre, le coracoïde est circulaire et présente un foramen supracoracoïdien. Nous montrerons plus loin que le genre *Hovasaurus* possède un sternum, et nous établirons que, dans les formes à sternum osseux, celui-ci dérive de la plaque cartilagineuse primaire. A partir de cette plaque cartilagineuse se forment les coracoïdes. Nous voyons, par cet échantillon, que les coracoïdes apparaissent bien avant les plaques sternales. De même, dans le genre actuel *Lacerta*, où le sternum se forme également à partir de la plaque cartilagineuse primaire, l'élément scapulo-coracoïdien s'ossifie avant les plaques sternales.

L'humérus, court et élargi à chaque extrémité, est fortement incurvé et a tout à fait le type nageur. Sa portion distale est arrondie. Il est séparé de l'avant-bras par un large espace vide correspondant assurément, sur la forme vivante, à un remplissage cartilagineux. Le radius et le cubitus ont une partie proximale assez fortement dilatée. Le carpe n'est pas ossifié et la main est composée de métacarpiens et de phalanges très réduites, accolées les unes aux autres, comme chez les Ichthyosauriens ou les Siréniens. Les phalanges terminales ont l'aspect de griffes.

Du bassin, on ne voit nettement que l'ischion, dont il n'est pas possible d'ailleurs de préciser le contour. L'ilion apparaît sous forme d'une longue baguette osseuse. Le fémur est à peine moins court que le bras. Sa courbure est encore peu prononcée; comme l'humérus, il ne montre aucune crête bien nette pour les insertions musculaires. A la jambe, le tibia est beaucoup plus gros que le péroné. Aucune pièce du tarse n'est ossifiée.

Le pied est assez mal conservé. Le cinquième doigt se détache nettement des quatre autres et les métatarsiens vont en augmentant de taille du premier au quatrième. Il est impossible de donner la formule des phalanges.

Stade B (Pl. II, fig. 2). — Deux caractères frappent, au premier coup d'œil, dans cette forme :

1° Le faible avancement de l'ossification, marqué par les extrémités non épiphysées des os longs, par un carpe encore cartilagineux et un tarse dont la rangée proximale est seule ossifiée;

2° Le raccourcissement général des membres, l'atrophie de la main qui a un peu la forme d'une palette, et enfin le grand développement, à la queue, des os en chevron, indiquant une irrigation intense pour des muscles caudaux très puissants.

L'animal est vu par la face ventrale. La partie antérieure du corps est absente et c'est à la région sternale seulement que commence notre fossile.

Vertèbres. — Il est assez difficile de déterminer le nombre des vertèbres; il semble bien que quinze au moins soient conservées. Toutes ces vertèbres sont amphotères, avec un centre en quelque sorte évidé; les neurapophyses sont très détériorées et on ne peut dire s'il y a ou non des intercentres.

La queue est conservée dans sa partie antérieure et ses caractères sont faciles à indiquer. Les centres des vertèbres présentent des évidements qui les font ressembler aux vertèbres astérospondyles des Sélaciens, les neurapophyses sont longues et comprimées; les os en chevron, remarquables par la largeur de l'ouverture qu'ils laissent pour le passage de l'artère caudale, ont une attache intervertébrale.

Le nombre des caudales conservées est de 21; mais le nombre réel devait être beaucoup plus grand, car les dernières vertèbres ne présentent aucune diminution de taille par rapport aux premières. La longueur de l'os en chevron et celle de la neurapophyse qui lui est opposée montrent que la queue était très élevée verticalement; cet animal était nageur et se déplaçait dans l'eau comme les Crocodiles actuels, en faisant agir la queue de droite à gauche, et non pas de bas en haut comme les Cétacés.

Côtes et revêtement ventral. — Les côtes sont assez longues, incurvées, et se recouvrent les unes les autres par leur extrémité distale très élargie. Le faible avancement de l'ossification ne permet pas d'étudier leur mode d'insertion sur les vertèbres. Au stade considéré, les chevrons parasternaux sont indiqués par des acicules filiformes; ceux-ci existent dans la région abdominale, bien que peu visibles sur notre échantillon; ils ne paraissent pas encore dépasser, à ce stade, la douzième côte comptée à partir du plancher pelvien.

Ceinture pectorale et membre antérieur. — La ceinture pectorale manque. On voit les deux plaques sternales, encore distinctes à ce stade, et entre elles deux s'insinue l'extrémité postérieure d'un épisternum.

L'humérus est conservé seulement du côté droit; son extrémité distale est quelque peu élargie et arrondie, les condyles ne sont point différenciés. Bien que nous ne possédions qu'un fragment de cet humérus, on se rend aisément compte qu'il présente une courbure assez prononcée.

Les deux os de l'avant-bras sont à peu près rectilignes; le radius est plus long que l'ulna. Le carpe n'est pas encore ossifié.

La main a, en gros, l'aspect d'une palette natatoire comparable, par la forme générale, à la main des Ichthyosauriens, ou mieux des Plésiosauriens; mais il n'y a ni hyperphalangie ni hyperdactylie. Les métacarpiens, non encore épiphysés, vont en augmentant de taille du premier au quatrième. Le troisième et le quatrième sont d'ailleurs subégaux et le cinquième a sensiblement la taille du deuxième. La formule des phalanges semble être la formule normale : 2, 3, 4, 5, 4.

Ceinture pelvienne et membre postérieur. — A la ceinture pelvienne, l'ilion est absent mais le plancher pelvien est admirablement conservé. Le pubis est un os circulaire présentant une très forte apophyse pectinée; les ischions sont semi-circulaires et ressemblent beaucoup à ceux de *Palæohatteria* et de *Mesosaurus*.

Au stade que nous considérons, pubis et ischions sont distincts; ils sont simplement reliés par le cartilage primitif (*cartilage gastral* de Baur).

Le fémur, relativement court pour la taille de l'animal, présente une double cour-

bure en S assez prononcée. Ses extrémités proximale et distale ne sont pas épi-physées, ce qui peut tenir autant au mode de vie de l'animal qu'à son jeune âge. La jambe est presque aussi longue que le fémur ; les deux os qui la constituent sont à peu près rectilignes, mais le tibia est plus développé que le péroné.

Au tarse, trois os seulement sont ossifiés : l'astragale, le cubital et le quatrième os tarsien. Les doigts forment deux groupes distincts, nettement séparés : d'une part le cinquième doigt, d'autre part les quatre premiers qui vont en diminuant de taille du quatrième au premier.

Stade C. — Les pièces que j'emploierai pour la description de ce stade sont figurées dans leur état actuel de mutilation.

Planche IV, figure 3, est une portion de squelette correspondant à la région scapulaire et appartenant à une forme jeune, comme en témoigne la faible ossification de l'humérus et des éléments de la ceinture ; cette pièce est vue par la face ventrale.

Le squelette de la planche II, figure 3, vient d'un individu sensiblement de même taille que le précédent et ayant atteint le même stade d'ossification ; il est vu par la face dorsale. L'extrémité antérieure du crâne et la queue lui manquent ; les membres antérieurs et postérieurs sont incomplets, les ceintures peu visibles, mais il a les côtes et les vertèbres bien conservées.

Tête. — La tête (Pl. II, fig. 3) est à peu près inintelligible. La région pariétale, toujours peu caractéristique, est seule conservée. De part et d'autre on aperçoit les os de la région temporale, sans qu'il soit possible de les identifier.

Les deux fosses latérales supérieures sont petites ; en avant, on devine les orbites. En arrière, à droite et à gauche, on aperçoit deux os correspondant sans doute à l'apophyse postarticulaire de la mandibule. C'est d'ailleurs tout ce que l'on peut voir (et notre interprétation est bien hypothétique) de la mâchoire inférieure.

Vertèbres. — Le nombre des vertèbres présacrées est de 24, le nombre des sacrées est de 2 ; les vertèbres caudales ne sont pas conservées. Toutes les vertèbres sont amphi-cèles, avec une large perforation pour le passage de la notochorde persistante.

Vertèbres cervicales. — Les vraies cervicales, c'est-à-dire les vertèbres ne portant pas de côtes, sont au nombre de 4. Les Reptiles primaires susceptibles d'être comparés à cette forme en présentent toujours davantage. *Protorosaurus* par exemple en a 7, *Stereosternum* 12, *Mesosaurus* 9, *Aræoscelis* probablement 7, *Tangasaurus* 7. Le genre *Pleurosaurus*, du Jurassique supérieur de Cerin, n'a que 5 vertèbres cervicales.

Par suite de ce petit nombre, et aussi du faible développement axial des centres, le cou d'*Hovasaurus* est court. Sans vouloir tirer de cette brièveté du cou une conclusion qui ne resterait pas vraie si on la généralisait trop, il est bon de noter cependant qu'une telle structure se rencontre souvent chez des formes aquatiques, les Ichthyosaures parmi les Reptiles, les Siréniens et les Cétacés parmi les Mammifères.

La morphologie de ces vertèbres est assez difficile à déterminer, et leur description détaillée, par suite de leur mauvais état de conservation, ne peut être entreprise.

Vues par la face ventrale (Pl. II, fig. 3), elles paraissent présenter une crête médiane et longitudinale ; l'une d'elles, légèrement déplacée, montre un canal notochordal à section rectangulaire.

Vertèbres dorsales. — Il y en a probablement 20. D'une façon générale, chez les Reptiles, le diamètre de la vertèbre est plus petit que l'axe ; ici, ils sont sensiblement égaux. Chez les vrais Ichthyosaures, on rencontre une exagération de la condition présentée par *Hovasaurus* : le diamètre de chaque vertèbre est deux ou trois fois plus long que l'axe. Les apophyses épineuses sont droites et peu élevées, les zygapophyses horizontales. Les apophyses transverses, réduites à un tubercule destiné à porter la côte, se voient peu nettement. L'état de conservation du fossile ne permet pas d'affirmer l'existence d'intercentres. Il n'y a pas de vertèbres lombaires ; on sait que cette absence est très fréquente chez les Reptiles permien et générale chez les Lézards actuels.

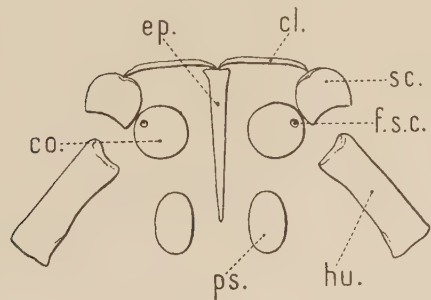


Fig. 12. — Ceinture pectorale d'*Hovasaurus Boulei* (stade C).

cl., clavicule. — co., coracoïde. — ep., épisternum. — f.s.c., foramen supracoracoidien. — hu., humérus. — ps., plaque sternale. — sc., scapulum. — L'épisternum, absent sur le fossile, a été reconstitué.

Les sacrées portent de fortes apophyses transverses présentant chacune une articulation avec l'ilion.

Côtes. — Les côtes sont longues et très fortes, comme chez *Mesosaurus*. Elles s'épaississent au fur et à mesure que l'on approche de leur partie distale ; leur extrémité articulaire est élargie mais ne présente qu'un commencement de dichocéphalie. La robustesse de ces côtes est frappante et caractéristique, et, si on ne la trouve pas chez tous les animaux nageurs, il semble bien que c'est

parmi ceux-là seuls qu'on la rencontre. Les premières côtes, ainsi que celles de la région lombaire, sont courtes, mais celles du reste du tronc présentent un assez grand développement pour l'entourer dans presque toute sa circonférence. Le cercle ainsi formé est complété par un revêtement abdominal, encore incomplètement ossifié ou calcifié sur notre exemplaire, mais néanmoins bien visible. Les rapports de ce revêtement ventral et des côtes devaient être analogues à ceux qu'ils présentent chez *Mesosaurus* et *Stereosternum*.

Ceinture pectorale et sternum. — La ceinture pectorale est bien conservée sur l'échantillon représenté planche IV, figure 3.

Deux clavicules, assez fortes et arquées, s'affrontent sur la ligne médiane et semblent même se recouvrir (fig. 12). Chacune d'elles s'articule avec le bord antérieur de l'omoplate ; elles devaient aussi s'appuyer sur la tête de l'épisternum ou sur sa branche latérale, mais, sur notre échantillon, l'épisternum, assurément ossifié à ce stade, n'est pas conservé. Le scapulum est analogue à celui de *Palæohatteria*. L'os coracoïdien concourt, comme chez tous les Quadrupèdes, à la formation

de la cavité glénoïde. Il est arrondi et ne se croise ni ne s'articule avec son opposé. On sait, au contraire, que dans tous les Reptiles vivants : Lézards, *Sphenodon*, etc., il y a articulation des coracoïdes ; mais il ne faut pas oublier que nous avons affaire ici à des formes jeunes et que les parties cartilagineuses qui pouvaient se joindre sur la ligne médiane n'ont pas été conservées par la fossilisation.

Le scapulum forme l'autre partie de la cavité glénoïde. Chez les Lézards et *Sphenodon*, il présente un rétrécissement marqué au voisinage de cette cavité. Il n'en est point de même ici ; il reste elliptique, avec sa partie postérieure incurvée. Son aspect rappelle beaucoup celui du scapulum de *Palæohatteria* figuré par Credner, de *Mesosaurus* et de *Stereosternum* ; on peut aussi le comparer au scapulum, assez mal conservé d'ailleurs, de *Callibrachion*.

Comme chez *Tangasaurus*, le sternum se présente, dans cette forme jeune, sous l'aspect de deux plaques elliptiques situées en arrière des coracoïdes et non encore soudées sur la ligne médiane. Ces plaques ne contractent aucun rapport ni avec les côtes ni avec le revêtement abdominal à peine visible à ce stade.

Membre antérieur. — L'humérus seul est conservé (Pl. II, fig. 3). C'est un os massif, court, ne présentant pas à son extrémité distale des facettes articulaires pour l'avant-bras, comme chez les types marcheurs. Son extrémité proximale est elle-même mousse et analogue à celle des formes aquatiques (fig. 12). Sur les deux exemplaires, l'humérus ne présente pas de perforation épicondylienne, mais nous verrons plus loin que cette exception n'est qu'apparente et due ici à la fossilisation. Il se rapproche beaucoup de celui des Mésosauriens et des Nothosauriens par les caractères suivants : 1° absence de facettes terminales, la région articulaire étant lisse ; 2° courbure assez prononcée ; 3° même forme de l'élargissement distal ; 4° absence de crêtes bien différenciées pour les insertions musculaires.

Ceinture pelvienne et membre postérieur. — On ne les aperçoit que très incomplètement sur la figure 3 de la planche II. A la ceinture pelvienne, l'ilion seul est visible, mais sa forme ne peut être indiquée avec précision ; il paraît présenter un prolongement préacétabulaire. La partie conservée du fémur nous montre un os grêle, sans caractère particulier.

Stade D (Pl. III, fig. 1 et 2 ; Pl. IV, fig. 4). — Nous décrirons ce stade d'après une empreinte et une contre-empreinte qui nous donneront à la fois la face dorsale et la face ventrale ; la région pelvienne nous sera surtout fournie par la pièce figurée planche IV, figure 4.

La longueur de l'animal, entre la cavité glénoïde et l'acétabulum, est de 9 centimètres. La tête et la région cervicale manquent ; les vertèbres, les côtes et les éléments des ceintures sont assez bien conservés et il y a des restes à peu près complets des quatre membres ; l'antérieur et le postérieur gauche permettent même une description presque complète.

Vertèbres. — L'empreinte qui donne l'animal par la face dorsale permet de compter

quinze vertèbres dorsales. Sur la contre-empreinte, on en aperçoit une en avant de la cavité glénoïde ; on voit mal la suite de la série dans la région scapulaire, mais, d'après le nombre des côtes, il semble bien que trois vertèbres au moins soient masquées par le désordre des pièces de la ceinture. Puis viennent cinq vertèbres à peu près en place, et le reste, jusqu'au plancher pelvien, est caché par le contenu de la cavité abdominale. Dans de telles conditions, il est bien difficile de déterminer avec exactitude le nombre des vertèbres dorsales ; mais en comparant la longueur de la portion de colonne où les vertèbres sont conservées à la longueur des portions où elles ne se voient plus, c'est à dix-huit ou vingt qu'il faut porter le nombre total des dorsales.

Ces vertèbres portent des neurapophyses peu élevées mais trapues et légèrement sphériques comme dans *Stereosternum*. Les zygapophyses sont horizontales ; les centres présentent de fortes apophyses transverses se terminant par une véritable facette pour l'articulation de la côte. Cette disposition rappelle celle que l'on rencontre dans *Mesosaurus* et annonce, en quelque sorte, celle des Ichthyosauriens triasiques : *Mixosaurus*, *Cymbospondylus*, etc.

La région sacrée est en désordre et quelque peu mutilée ; son étude est par suite très difficile ; on distingue cependant, du côté droit, deux fortes apophyses latérales qui donnent attache à l'ilion.

Dix vertèbres caudales sont conservées ; elles sont remarquables, comme nous l'avons indiqué plus haut, par la hauteur de l'apophyse épineuse et la longueur de l'os en chevron qui lui est opposé. Ces os en chevron sont articulés, comme dans la majorité des Reptiles, sous la jointure de deux vertèbres ; il est impossible de voir, sur notre échantillon, s'ils étaient fermés ou non, à leur partie supérieure, par une barre osseuse comme dans *Mesosaurus* et *Stereosternum*. Les premières caudales portent des apophyses transverses qui diminuent très rapidement de longueur et qui paraissent bien ne plus exister à partir de la cinquième vertèbre. Neurapophyses et apophyses transverses sont attachées au centre par une suture.

La queue devait être longue, mais nous n'avons aucune donnée pour établir, même approximativement, le nombre de ses éléments.

Côtes. — Les côtes présentent une extrémité articulaire élargie, sans qu'il soit possible de dire d'une façon précise s'il y a un commencement de dichocéphalie. Elles sont longues, incurvées, ont leur extrémité distale élargie ; ce dernier caractère se rencontre dans *Mesosaurus* et *Stereosternum*.

Ces côtes, qui entouraient la cavité viscérale élargie, devaient être en relation avec le revêtement abdominal. Celui-ci est formé d'une série de pièces médianes en forme de V, la pointe du V étant tournée vers l'avant, et de deux pièces latérales. Cette structure est celle du revêtement ventral de *Mesosaurus*, de *Stereosternum* et des Ichthyosauriens. Mais, chez *Hovosaurus*, elle est beaucoup moins forte que chez les Mésosauriens, établissant en quelque sorte la transition avec l'appareil très grêle des Ichthyosauriens jurassiques (1).

(1) *Cymbospondylus*, Ichthyosaurien triasique, présente un revêtement ventral assez puissant.

Ceinture pectorale et membre antérieur. — La ceinture scapulaire est très disloquée. Les deux coracoïdes et les plaques sternales sont rejetés sur le côté, le scapulum gauche est seul visible. On ne trouve pas de traces certaines de l'interclavicule. Le scapulum, en forme de hache, présente un véritable col au-dessus de la cavité glénoïde; par sa forme il se rapproche du scapulum de *Mesosaurus* et de *Stereosternum* (fig. 13).

L'humérus, très court, a ses deux extrémités élargies, arrondies et non différen-

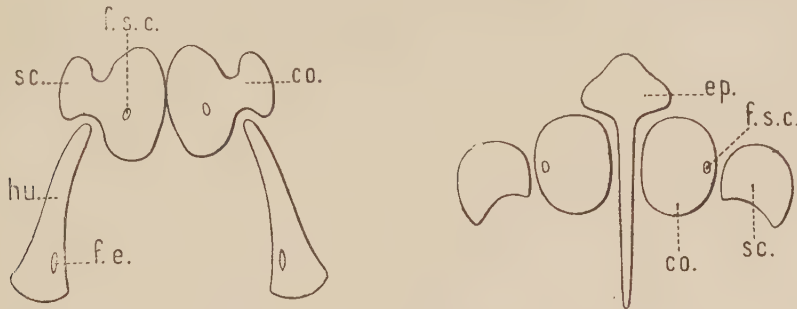


Fig. 13. — Ceintures pectorales de *Mesosaurus tenuidens* (à gauche) et de *Stereosternum tumidum* (à droite).
co., coracoïde. — ep., épisternum. — f.e., foramen entépicondylien. — f.s.c., foramen supracoracoïdien. — sc., scapulum.

ciées, comme chez les types nageurs. Il présente une assez forte incurvation, comparable à celle des Reptiles marins, *Geosaurus* par exemple. L'avant-bras ne présente rien de particulier; la main, par contre, est très réduite. Les doigts sont accolés les uns aux autres et l'ensemble présente la plus étroite analogie avec une main d'Ichthyosaurien. Il n'y a pas d'hyperdactylie et je ne crois pas qu'il y ait d'hyperphalangie. La dernière phalange de chaque doigt est une griffe.

Ceinture pelvienné et membre postérieur. — Le bassin, à ce stade, est facile à étudier d'après l'échantillon représenté planche IV, figure 4. Le plancher pelvien

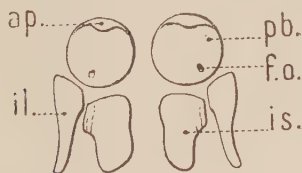


Fig. 14. — Ceinture pelvienne d'*Hovasaurus Boulei* (stade D).
ap., apophyse pectinée. — f.o., foramen obturateur. — il., ilion. — is., ischion. — pb., pubis.

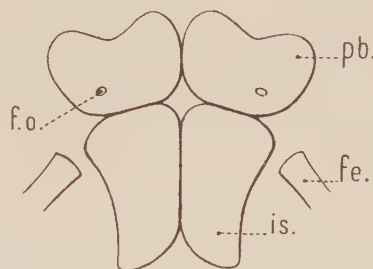


Fig. 15. — Ceinture pelvienne de *Stereosternum tumidum*.
fe., fémur. — f.o., foramen obturateur. — is., ischion. — pb., pubis.

est bien développé (fig. 14). En avant, deux pubis à peu près circulaires présentent chacun une forte apophyse pectinée et sont percés d'un foramen obturateur. En arrière, on voit deux ischions plus allongés, exactement semblables à ceux de

Palæohatteria (fig. 32) et de *Stereosternum* (fig. 15). Ces quatre pièces sont encore distinctes, réunies seulement par le cartilage primaire. L'ilion, très net du côté gauche, a une forte portion postacétabulaire s'articulant avec les deux vertèbres sacrées.

Planche III, figures 1 et 2, on voit un membre postérieur dont les différents segments sont très réduits, moins qu'au bras cependant. Le fémur présente la courbure en S ; le tibia est beaucoup plus fort que le péroné.

Trois os du carpe seulement sont conservés : l'astragale, le fibulaire et sans doute le quatrième os carpien. Aucun échantillon ne donne le pied en son entier. Les métatarsiens vont en augmentant du premier au quatrième ; le cinquième, qui a la longueur du deuxième, est élargi à sa portion proximale. Quelques phalanges seulement sont visibles.

Dans son ensemble, le pied est assurément réduit par rapport aux dimensions générales de l'animal, mais le processus de réduction est beaucoup moins accentué qu'à la main.

Stade E. — Nous arrivons là à un stade d'ossification plus avancé, mais la forme générale est toujours la même.

Vertèbres. — Cet échantillon (Pl. IV, fig. 1 et 2) ne nous apprend rien de plus que les précédents sur la structure des vertèbres. On remarque la proportion déjà signalée entre le diamètre et l'axe. Les apophyses épineuses ne sont pas visibles, les apophyses transverses se présentent sous forme d'un tubercule allongé et oblique donnant insertion à la côte.

Côtes. — Les côtes présentent très nettement ce caractère de robustesse (pachyostose) que l'on rencontre chez un grand nombre de Quadrupèdes adaptés à l'habitat aquatique ; leur extrémité distale, en particulier, est remarquable par son élargissement.

Faisant contraste avec ces côtes puissantes, on trouve, comme chez *Mesosaurus*, un revêtement abdominal léger, filiforme, formé d'une rangée médiane d'acicules en forme de V, bordés par des pièces à peu près rectilignes. Ce revêtement abdominal ferme ventralement le thorax, déjà encerclé sur presque tout son pourtour par les côtes puissantes.

Ceinture pectorale (fig. 16). — Les clavicules ont dû subir un déplacement qui explique leur position anormale. Elles ont en effet leur extrémité distale recourbée vers le haut et ne prenant point appui, par suite, sur le scapulum.

L'épisternum est une longue tige osseuse, s'élargissant dans sa partie antérieure en une plaque rhomboïdale. Cette tige osseuse pénètre entre les deux lamés non encore soudées qui constituent le sternum.

L'os coracoïde est identique à celui des formes précédentes, il est seulement plus développé. Il a toujours une forme arrondie, et montre, un peu au-dessus de la cavité glénoïde, le foramen suprâcoracoïdien déjà visible au stade C.

Le scapulum présente un rétrécissement au-dessus de la cavité glénoïde et se dilate en éventail à son extrémité distale. La différence d'aspect entre le scapulum d'une forme jeune et celui d'une forme plus âgée se retrouve dans *Stereosternum* et *Mesosaurus*.

Le sternum est toujours constitué par deux pièces osseuses, allant à la rencontre l'une de l'autre, et déjà presque soudées. Notre forme est donc encore relativement jeune.

Membre antérieur. — L'humérus est remarquable par sa forme élargie qui rappelle celle des types nageurs. Il a son extrémité proximale comprimée d'avant en arrière; il est muni d'une crête delto-pectorale bien développée. Dans sa partie moyenne, l'os est un peu rétréci, tandis que son extrémité distale se dilate assez fortement en présentant un contour arrondi. Cette dilatation distale se fait dans un plan perpendiculaire à celui de la dilatation proximale.

On reconnaît très bien la perforation entépicondylienne, mais on ne trouve pas trace de foramen ectépicondylien.

L'avant-bras est beaucoup plus court que le bras; les deux os qui le composent sont subégaux et ont l'aspect lourd et trapu déjà présenté par l'humérus. Le cubitus n'a pas d'apophyse olécrâne.

Les pattes antérieures sont mal conservées. Leurs éléments, complètement déplacés au cours de la fossilisation, se recouvrent les uns les autres et il est impossible de les compter.

Quelques os du carpe sont visibles: probablement un cubital, très large, un radial et des carpiens.

Les doigts devaient être très inégaux; métacarpiens et phalanges sont mal ossifiés, comme dans toutes les formes nageuses. Des griffes, assez faibles d'ailleurs, terminent chaque doigt.

Parmi les autres organes conservés dans cet exemplaire, on peut encore signaler un pubis arrondi, avec une forte épine pectinée et un foramen obturateur. Le reste du bassin, les membres postérieurs et la queue font totalement défaut.

Résumé général. — Bien que nous ne possédions pas le squelette d'*Hovasaurus* dans toutes ses parties, nous pouvons essayer de nous représenter l'animal.

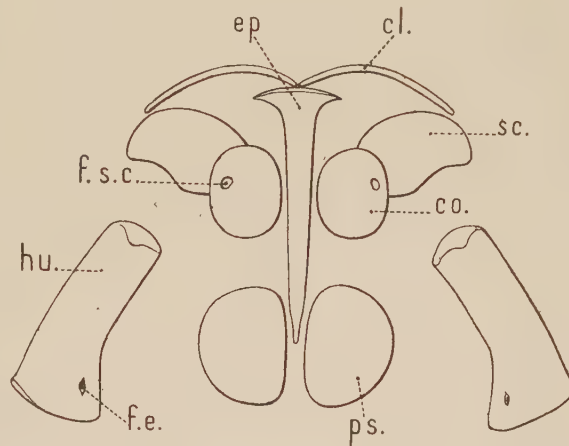


Fig. 16. — Ceinture pectorale d'*Hovasaurus Boulei* (stade E)

cl., clavicule. — co., coracoïde. — ep., épisternum. — f.e., foramen entépicondylien. — f.s.c., foramen supracoracoïdien. — hu., humérus. — ps., plaques sternales. — sc., scapulum. — Sur ce dessin on a replacé les clavicules dans leur position normale.

Comme l'indique la figure 3 de la planche II, son crâne devait être assez allongé, avec deux larges orbites. Les membres courts lui permettaient de nager, mais n'étaient pas incompatibles avec les déplacements sur la terre ferme, interdits aux Ichthyosaures et aux Plésiosaures.

Par son aspect général, *Hovasaurus* devait ressembler à *Mesosaurus*, tout en présentant un caractère plus prononcé d'adaptation à la vie aquatique.

Affinités et position systématique. — Il me faut essayer maintenant de préciser la position systématique d'*Hovasaurus* dans la classe des Reptiles. Si les restes fossiles que je viens de décrire sont incomplets, le bon état de conservation de la ceinture pectorale, du membre antérieur, des vertèbres, des côtes et enfin du bassin permet des rapprochements et des comparaisons intéressants. Il vient immédiatement à l'idée de comparer *Hovasaurus* à *Mesosaurus*, petit Reptile que l'on rencontre en Afrique australe dans les couches de Dwyka, au Brésil dans les « Iraty Shales ».

Les ressemblances entre les deux genres sont les suivantes : 1° crâne allongé chez *Mesosaurus* et probablement aussi chez *Hovasaurus*; 2° proportions et forme des vertèbres; 3° côtes avec pachyostose moins prononcée chez *Hovasaurus*; 4° élément coracoïdien unique; 5° même forme de l'humérus avec foramen entépicondylien; 6° même morphologie du plancher pelvien, foramen obturateur; 7° revêtement abdominal.

Si nous examinons les différences, nous voyons qu'*Hovasaurus* s'éloigne de *Mesosaurus* : 1° par son cou plus court; 2° par la présence d'un sternum osseux; 3° par la réduction plus grande de la main. Les caractères 1 et 3 correspondent à une adaptation plus marquée à la vie aquatique; le caractère 2 est plus important, mais ne suffit pas pour placer *Hovasaurus* dans un ordre différent de *Mesosaurus*.

Ainsi, *Mesosaurus* et *Hovasaurus* (nous pouvons ajouter aussi *Stereosternum* et *Noteosaurus*) doivent être mettre dans le même groupe des Mésosauriens ou Proganosauriens. Les caractères fournis par ces divers genres nous permettent d'en donner la diagnose et les subdivisions suivantes :

Une seule fosse temporale. Carré fixe. Vide interptérygoïdien. Dents grêles et préhensiles. Élément coracoïdien circulaire. Humérus présentant un élargissement distal arrondi, avec foramen entépicondylien. Plancher pelvien aplati. Pubis avec foramen obturateur. Doigts terminés par des griffes.

I. — Pas d'hyperphalangie. Sternum osseux. *Hovasaurus*. Permien. Madagascar.

II. — Pas d'hyperphalangie. Pas de sternum osseux.

Mesosaurus. Carbonifère supérieur (Dwyka). Afrique australe.

Stereosternum. Carbonifère supérieur (Iraty Shales). Brésil.

III. — Hyperphalangie.

Noteosaurus. Carbonifère supérieur (Dwyka).

Affinités des *Mésosauriens*. — L'exposé historique sommaire ci-dessus a montré les multiples discussions auxquelles a donné lieu la position systématique des *Mésosauriens*. Il ne pouvait d'ailleurs en être autrement, car, jusqu'à une période assez récente, nos connaissances sur l'ostéologie de ces formes ont été très fragmentaires. La découverte de quelques squelettes bien conservés de *Mesosaurus* figurés par Mc Gregor (1), ainsi que des pièces à peu près complètes étudiées par F. von Huene (2), ont permis d'établir des ressemblances assez étroites entre *Mésosauriens* et *Ichthyosauriens*. F. von Huene, sans faire d'ailleurs des premiers les ancêtres directs des seconds, place ces deux groupes dans le même ordre. Les principaux caractères invoqués pour justifier ce rapprochement sont les suivants :

- 1° Basioccipital et basisphénoïde courts et forts ; parasphénoïde.
- 2° Même disposition des ptérygoïdiens, des palatins et du vomer, même emplacement des choanes.
- 3° Analogie de l'os carré.
- 4° Pariétaux relativement étroits.
- 5° Grand foramen pariétal, limité par les parietaux et les frontaux.
- 6° Orbites très développées et bordées dans les deux groupes par les mêmes os.
- 7° Grande fosse supratemporale, pas de fosse infratemporale.
- 8° Même position des narines.
- 9° Même morphologie du jugal et du maxillaire ; mêmes connexions du nasal.
- 10° Face très allongée.
- 11° Structure de la mandibule identique dans les deux groupes.
- 12° Vertèbres amphicèles, pas d'intercentres.
- 13° La ceinture pectorale de *Mesosaurus* est identique à celle de *Mixosaurus* et *Cymbospondylus*.
- 14° Le bassin de *Mesosaurus* est comparable à celui de *Toretocnemus*.
- 15° Hyperphalangie chez *Noteosaurus* et les *Ichthyosauriens*.

Les différences entre les deux groupes résultent principalement d'une adaptation à la vie aquatique plus marquée chez les *Ichthyosauriens* que chez *Mesosaurus*. Le grand intérêt d'*Hovasaurus*, c'est de venir combler, sur certains points, le large fossé qui sépare les deux types. Les caractères intermédiaires d'*Hovasaurus* se liront aisément sur le tableau suivant :

(1) Mc GREGOR, On *Mesosaurus brasiliensis* (Commissao de Estudos das Minas de Carvao de Pedro do Brasil, Rio-de-Janeiro, 1908).

(2) F. VON HUENE, Ueber einen echten rhynchocephalen aus der Trias von Elgin, *Brachyrhinodon Tylori* (Neues Jahrb. f. Min. Geol. und Pal., 1910, p. 29-61).

MESOSAURUS.	HOVASAURUS.	ICHTHYOSAURUS.
Cou de longueur moyenne.	Cou court.	Cou très court.
Extrémité articulaire des côtes en pointe.	Extrémité articulaire des côtes présentant une légère dichocéphalie.	Capitulum et tuberculum.
Parasternum bien développé.	Parasternum grêle.	Parasternum grêle ou absent.
Main légèrement raccourcie.	Main courte.	Main très courte.
Fémur normal.	Fémur raccourci.	Fémur très réduit.
Os en chevron très développés.	Os en chevron bien développés.	Os en chevron absents.
Pachyostose.	Peu de pachyostose.	Pas de pachyostose.

Mais il y a d'autres différences que celles résultant de l'habitat aquatique, ou plus exactement, l'habitat aquatique ne se traduit pas d'une façon uniforme et régulière de *Mesosaurus* à *Ichthyosaurus* en passant par *Hovasaurus*.

Un caractère très important des Ichthyosauriens, qu'ils possèdent en commun avec nombre de types nageurs, c'est le raccourcissement du corps qui devient fusiforme. Or, à ce point de vue, *Hovasaurus* ne peut plus être considéré comme un type intermédiaire entre *Mesosaurus* et les Ichthyosaures.

La région qui s'étend entre les deux ceintures est au contraire, chez lui, beaucoup plus allongée que chez *Mesosaurus* et, par là, *Hovasaurus* ne conduit pas au type Ichthyosaurien proprement dit (1).

Comme conclusion à cette discussion sommaire, il me paraît rationnel de mettre les Mésosauriens avec les Ichthyosauriens dans l'ordre des Ichthyoptérygiens, en faisant remarquer que ces deux groupes, qui ont chacun la valeur d'un sous-ordre, ne peuvent se placer sur une même lignée phylogénique, mais sur deux rameaux parallèles.

ORDRE DES SAURIENS

Genre TANGASAURUS Haughton.

TANGASAURUS MENELLI Haughton.

Pl. V, fig. 1, 2, 3. Pl. VI, fig. 1, 2. Pl. VII, fig. 1. Pl. VIII, fig. 1, 2, 3, 4, 5.

Pl. IX, fig. 1, 2, 3. Pl. X, fig. 1, 2, 3, 4, 5. Pl. XI, fig. 1, 2.

Le genre *Tangasaurus* a été créé par Haughton, d'après deux squelettes assez mal conservés provenant de la région de Tanga (Territoire du Tanganika).

(1) L'existence d'un sternum ossifié chez *Hovasaurus* ne permet pas non plus de considérer ce genre comme un intermédiaire phylogénique entre *Mesosaurus* et les Ichthyosauriens triasiques.

Nous le retrouvons dans le Sud de Madagascar, très abondant en quelques points de la base de la série sédimentaire. C'est à ce genre qu'il faut rapporter les formes à cou long, à coracoïde elliptique, à main bien développée, qui constituent le second groupe des types lacertiformes.

Il me paraît impossible de distinguer la forme malgache de la forme africaine. J'adopterai donc le nom de *Tangasaurus Menelli* proposé par Houghton (1).

Je place dans cette espèce toute une série d'échantillons de tailles très différentes, mais avec tous les intermédiaires entre la forme la plus petite et la forme la plus grande. Chacun d'eux correspond à un stade d'ossification que je désignerai par une lettre de l'alphabet, le stade le plus jeune étant indiqué par la lettre A, le deuxième par la lettre B et ainsi de suite. Je les décrirai séparément, en allant du plus simple au plus complexe, puis je chercherai à en définir les caractères généraux pour établir une diagnose précise du genre *Tangasaurus*.

Stade A (Pl. V, fig. 1). — Cette forme correspond au stade le plus jeune que nous possédions de *Tangasaurus*. Les différents organes sont en désordre, avec tous les caractères d'une ossification peu avancée.

La colonne vertébrale ne se présente point en série continue, mais les différentes vertèbres sont déplacées ; il est impossible d'en donner les caractères, pas plus dans la région dorsale que dans la région cervicale ou caudale.

Les côtes, très grêles, ne se trouvent jamais en articulation avec les vertèbres, le revêtement abdominal n'est pas encore dessiné.

Les ceintures ont disparu au cours de la fossilisation ; les membres, par contre, se prêtent à une description à peu près complète. Le membre antérieur gauche (car je considère que l'animal est couché sur le ventre, ce qu'il est d'ailleurs très difficile d'établir) est bien conservé. L'humérus montre une extrémité distale élargie et arrondie mais sans condyles différenciés. L'extrémité proximale est également dilatée dans un plan perpendiculaire à celui de l'élargissement distal.

Un large espace vide sépare le bras de l'avant-bras, assurément comblé, quand l'animal était vivant, par un cartilage épiphysaire.

Le radius et le cubitus sont subégaux. Le carpe n'est pas encore ossifié ; à la main, quatre métacarpiens seulement sont conservés.

L'ossification du membre postérieur est beaucoup plus avancée que celle du membre antérieur. Le fémur ne montre encore qu'une légère courbure sigmoïdale ; le trochanter est à peine détaché du col, la fosse trochantérienne peu marquée. Les extrémités ne sont pas épiphysées, mais les espaces vides qui séparent les différents segments du membre sont beaucoup plus petits qu'au membre antérieur. Les deux os de la jambe ont à peu près la même longueur, le tibia étant beaucoup plus fort que le péroné.

(1) S.-H. HAUGHTON, On reptilian remains from the Karroo beds of East Africa (*Quart. Journ. Geol. Soc. London*, LXXX, 1924, p. 1-11).

A la première rangée du tarse, le fibulaire et l'intermédiaire sont ossifiés; s'ils ne présentent pas encore la forme caractéristique que l'on observe aux stades suivants, ils sont déjà fort développés. Un troisième os est visible dont il est assez difficile de déterminer la signification; on peut hésiter entre son attribution au tibial ou au quatrième tarsien. Les cinquième, quatrième et troisième doigts sont bien ossifiés, le deuxième l'est à peine, et le premier n'est pas visible. L'ossification semble donc aller de l'intérieur vers l'extérieur. Les métatarsiens 3 et 4 sont subégaux, le cinquième est trapu et présente une forte dilatation de la tête proximale. Les doigts conservés ont des phalanges bien marquées; le troisième doigt en a quatre, le quatrième en a cinq, et le cinquième trois. Nous pouvons donc admettre comme formule générale des phalanges : 2, 3, 4, 5, 4. Les phalanges onguéales sont des griffes aiguës.

Stade B (Pl. V, fig. 2). — Cette deuxième forme nous montre un stade d'ossification un peu plus avancé que celui de la précédente. La tête, la région cervicale et la partie antérieure de la ceinture scapulaire sont absentes.

Colonne vertébrale et côtes. — Seize vertèbres présacrées, disposées en série continue, sont visibles; toutes sont amphicèles et portent des côtes. Les côtes ont gardé leurs connexions avec les vertèbres; elles sont grêles, arrondies et présentent une extrémité articulaire élargie, sans indice de capitule et de tubercule. On aperçoit assez nettement un revêtement ventral, présent dans la région abdominale mais n'ayant pas encore atteint la région scapulaire. Les vertèbres sacrées sont au nombre de deux; les vertèbres caudales ne peuvent être décrites; vingt sont conservées.

Ceinture scapulaire et membre antérieur. — Il ne reste, à la ceinture scapulaire proprement dite, qu'une portion de coracoïde dont on ne peut préciser la morphologie. Entre la douzième et la treizième paire de côtes (comptées à partir du bassin), on voit deux petites plaques elliptiques dont la signification, à première vue, semble un peu énigmatique. Pour les interpréter, reportons-nous aux formes vivantes et en particulier aux Lacertiliens, qui se rapprochent beaucoup, par leur forme générale, de notre échantillon. Les travaux embryologiques de Bogoljubsky (1), confirmant d'ailleurs les vues plus anciennes de Rathke (2), ont établi que, dans les embryons de *Lacerta*, le sternum apparaît sous forme de deux groupes de cellules se développant indépendamment des côtes et ne se soudant que plus tard. La forme que nous étudions nous montre un même mode de développement: les deux pièces osseuses situées en arrière des coracoïdes sont les premières traces du sternum.

Les différents segments du membre antérieur sont séparés les uns des autres par des espaces assez étendus résultant de la disparition d'épiphyse cartilagineuse. Ce caractère indique que nous avons affaire à un individu jeune.

(1) BOGOLJUBSKY, Brustbein und Shultergürtelentwicklung bei einigen Lacertilien (*Zeitschrift für Wiss. Zool.*, CX, 1914, p. 620-666).

(2) RATHKE, Ueber den Bau und die Entwicklung des Brustbeins der Saurier, 1853.

L'humérus ne présente pas encore de crêtes très nettes correspondant aux insertions musculaires. Ses extrémités ne sont point épiphysées, mais sa portion distale est élargie. L'avant-bras, un peu plus court que l'humérus, n'a rien de particulier.

Le carpe n'est pas encore ossifié ; tout au plus trouve-t-on les traces de deux osselets dont il est difficile d'établir la position précise. La main est bien développée. Les métacarpiens ont leurs extrémités un peu élargies ; ils augmentent de taille jusqu'au troisième ; le troisième et le quatrième sont subégaux. Toutes les phalanges sont conservées : deux au premier doigt, trois au second, quatre au troisième, cinq au quatrième et quatre au dernier. C'est la formule des Lacertiliens et Rhynchocéphaliens et, d'une façon plus générale, des « Diapsidés ». Les dernières phalanges sont des griffes déjà bien indiquées, incurvées et aiguës.

Ceinture pelvienne et membre postérieur. — A la ceinture pelvienne, l'ilion est partiellement conservé. Il s'articule avec les fortes apophyses transverses des vertèbres sacrées. Sa partie postérieure est brisée ; il se prolonge en avant en une apophyse préacétabulaire.

Le fémur est presque droit, le trochanter à peine indiqué.

La jambe est un peu plus courte que le fémur ; le tibia, plus fort que le péroné, présente une section à peu près triangulaire. L'ossification du tarse est beaucoup plus avancée que celle du carpe. On voit déjà une véritable articulation intertarsienne. A la première rangée, nous avons trois os ayant déjà la forme qu'ils présenteront dans les types plus âgés. Le fibulaire, bien développé, est semi-circulaire ; l'astragale montre un rudiment d'apophyse montante. A son angle inférieur et externe on voit un petit os qui est le tibial. A la deuxième rangée nous avons deux os : l'un, bien développé, est le quatrième tarsien ; l'autre, très petit et à peine visible, est un autre tarsien, sans doute le second. Les métatarsiens ne sont pas encore épiphysés. Leur taille augmente régulièrement du premier au quatrième ; le cinquième a sensiblement la taille du deuxième, mais est beaucoup plus trapu. On ne voit pas cette apophyse de l'extrémité proximale, à peu près constante chez les Lacertiliens actuels et *Sphenodon*, et sur laquelle on a voulu baser parfois une classification des Reptiles.

La longueur des phalanges de la première rangée croît régulièrement de la première à la cinquième. Le premier doigt en compte deux, le second trois, le troisième quatre, le quatrième cinq et le cinquième quatre. Nous avons donc la même formule des phalanges à la main et au pied. Comme à la main, tous les doigts sont terminés par des griffes fortes et aiguës.

L'animal que nous venons de décrire se présente, sur la plaque de schiste qui en a conservé l'empreinte, les membres antérieurs repliés contre le corps, absolument pendants le long de l'abdomen, les membres postérieurs ayant au contraire leurs divers segments dirigés dans des sens différents. Cette position n'a rien d'anormal et de nombreux clichés, représentant des cadavres de Lézards, montrent le même aspect. Au moment de la mort, la rigidité doit se développer à partir de l'avant du

corps, et les membres antérieurs sont déjà sans vie alors que les postérieurs sont agités encore en de multiples contractions, lorsque la mort les fixe soudainement dans l'une de leurs attitudes.

Stade C (Pl. VI, fig. 1 et 2). — De ce Reptile, dont nous avons l'empreinte et la contre-empreinte, il reste, en avant, trois cervicales qui ont été légèrement déplacées, puis viennent, plus ou moins dérangées, quinze vertèbres dorsales. Le nombre des sacrées, difficile à déterminer avec précision, doit être de deux ; en arrière du bassin nous comptons sept vertèbres, la première étant assurément une sacrée. Toutes ces vertèbres ont perdu leurs apophyses épineuses.

La ceinture scapulaire et le membre antérieur gauche permettent une description complète ; de la ceinture pelvienne, moins bien conservée, ainsi que du membre postérieur, nous pouvons également nous faire une idée assez précise. Nous avons là une forme présentant à peu près tous ses organes, sauf la tête malheureusement absente.

Colonne vertébrale. — Par suite de son mauvais état de conservation, elle ne se prête pas à une description précise.

Les vertèbres sont amphicèles, avec notochorde persistante ; les intercentres ne sont pas visibles. On compte trois cervicales, quinze dorsales, huit caudales, mais nous verrons plus loin que le nombre total des vertèbres est beaucoup plus grand. Les apophyses épineuses, les apophyses transverses et les apophyses articulaires manquent.

La seule vertèbre sacrée bien visible a une apophyse transverse aplatie et élargie, s'articulant avec l'ilion. Enfin les cinq premières caudales portent des prolongements latéraux courts et droits.

Côtes. — Les côtes, longues et arrondies, sont en même temps grêles et fortement incurvées. Elles ont une extrémité distale élargie et leur partie proximale est aplatie, mais ne paraît pas être divisée en deux têtes. Toutes les vertèbres dorsales portent des côtes ; il n'y a donc pas de lombaires. C'est là un caractère très fréquent chez les Reptiles primitifs et qui se rencontre aussi chez les Lézards actuels.

Côtes ventrales. — Ce Reptile possède un revêtement ventral constitué par des acicules ossifiés en forme de V, la pointe du V étant tournée vers l'avant.

Ceinture scapulaire et membre antérieur. — Ce qui caractérise, au premier coup d'œil, la ceinture scapulaire, c'est le grand développement des os coracoïdiens et des plaques sternales (fig. 17).

L'os coracoïdien, de forme elliptique, semble constituer la plus grande partie de la cavité glénoïde. Un peu au-dessus de son articulation avec le scapulum, il est percé d'un foramen donnant passage au nerf supracoracoïdien. Ce coracoïde, très voisin par sa forme de celui des Lézards, s'en distingue par l'absence des espaces membraneux qui existent chez ces derniers, et aussi par le fait qu'il ne se croise pas sur la ligne médiane avec l'os coracoïdien opposé. On peut le rapprocher du cora-

coïde de *Sphenodon*, de *Mesosaurus*, de *Broomia* et surtout, naturellement, de *Tangasaurus Menelli* du Tanganika.

Le scapulum complète la cavité glénoïde. C'est un os élargi en forme de hache et qui ne présente pas de trace d'acromion. Les clavicules, peu visibles, sont allongées et élargies dans leur partie médiane; elles s'appuient sans doute d'une part sur la partie antérieure de l'épisternum, d'autre part sur le scapulum.

L'épisternum, long et étroit, est élargi à sa partie antérieure mais ne présente pas de branches latérales. Sa portion postérieure passe entre deux lames, d'un contour elliptique, situées en arrière et presque au contact des coracoïdes. Ces deux lames osseuses constituent le sternum. Elles correspondent à celles que nous avons vues apparaître au stade B, entre la douzième et la treizième paire de côtes comptées à partir du bassin. Au stade C, elles ne sont pas encore soudées sur la ligne médiane comme nous verrons qu'elles le sont chez l'adulte.

L'humérus est court et robuste. Sa tête supérieure est comprimée transversalement; la crête delto-pectorale est bien développée; il est facile de reconnaître les insertions du muscle pectoral et du muscle supra-coracoïdien. Son extrémité distale, élargie, présente deux condyles encore imparfaitement ossifiés, mais bien distincts. Sur eux s'inséraient les muscles supinateurs, fléchisseurs et extenseurs de la main. Par son aspect général, cet humérus se rapproche beaucoup de celui des Lépidosauriens actuels.

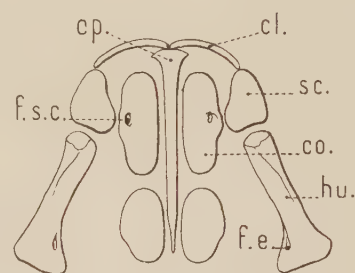


Fig. 17. — Ceinture pectorale de *Tangasaurus Menelli* (stade C).

cl., clavicule. — co., coracoïde. — f.e., foramen entépicondylaire. — f.s.c., foramen supracoracoïdien. — hu., humérus. — sc., scapulum.

Il est intéressant de noter l'angle que font entre eux les plans passant par les dilatactions proximales et distales. On sait que chez les Cotylosauriens, les Lézards actuels et *Sphenodon*, cet angle varie de 30° à 60°; il semble plus grand chez *Tangasaurus*.

Le cubitus n'a pas d'apophyse olécrâne; cette apophyse a été reconnue sur *Callibrachion* par MM. Boule et Glangeaud (1); elle se rencontre aussi chez bon nombre de Reptiles paléozoïques. Le radius présente une double courbure très légère en S. Les deux os de l'avant-bras droit sont croisés l'un sur l'autre, position évidemment anormale et due à un accident de fossilisation.

Le carpe est composé de dix osselets; le faible état de leur ossification ne permet d'en déterminer ni la forme ni les connexions. Au premier rang se trouvent un ulnaire, un intermédiaire et un radial. Au deuxième rang, cinq carpiens correspondent aux cinq métacarpiens; le quatrième carpien présente deux facettes articulaires, l'une pour le quatrième, l'autre pour le cinquième métacarpien. Entre ces rangées, il y a deux os centraux.

Les métacarpiens vont en augmentant de taille du premier au quatrième; le cin-

(1) M. BOULE et PH. GLANGEAUD, Le *Callibrachion Gaudryi* du Permien d'Autun (Bull. Soc. Hist. nat. d'Autun, 1893).

quième a à peu près la taille du deuxième. Chez les Lépidosauriens actuels et les Rhynchocéphales, l'accroissement se fait moins régulièrement, du premier au quatrième doigt. Chez *Sphenodon*, par exemple, c'est le troisième métacarpien qui est le plus long et, chez beaucoup de Lacertiliens, le troisième et le quatrième sont subégaux. Par contre, *Callibrachion*, du Permien d'Autun, présente les mêmes proportions, dans les métacarpiens, que *Tangasaurus*.

Les phalanges sont au nombre de deux au pouce, trois à l'index, quatre au médus, cinq et quatre aux doigts suivants. Tous les doigts sont terminés par des griffes. L'ensemble forme une main assez arrondie, qui, par les proportions relatives de ses éléments, s'éloigne de la main de *Mesosaurus* pour se rapprocher de celle de *Broomia*, de *Callibrachion*, de *Sphenodon* et des Lézards.

En résumé, la ceinture scapulaire et le membre antérieur de *Tangasaurus* ressemblent beaucoup à ceux des Lacertiliens. Cette analogie entre certains Reptiles permien et les genres actuels a été mise en évidence pour la première fois, il y a bien longtemps déjà, par MM. Boule et Glangeaud dans leur mémoire sur *Callibrachion*.

La présente étude ne fera que confirmer ces affinités entre quelques formes des époques géologiques anciennes et des groupes actuellement vivants.

Ceinture pelvienne et membre postérieur. — Le bassin est assez mal conservé ; néanmoins nous pourrions le reconstituer assez exactement. Les trois os, ilion, ischion, pubis, ne sont pas encore soudés à ce stade.

L'ilion est un os allongé, se portant horizontalement en arrière de l'acétabulum et ressemblant beaucoup à celui des Lézards et de *Sphenodon*. Cet ilion possède en outre un prolongement préacétabulaire ; un tel prolongement est bien développé chez les Dinosauriens et chez les Oiseaux ; dans ces deux groupes, il a d'ailleurs une origine différente. Chez les Saurischiens il est constitué par une expansion de la surface iliaque externe ; chez les Ornithischiens et chez les Oiseaux il correspond à une exagération de l'épine iliaque antérieure. Chez *Tangasaurus* il semble bien avoir la même origine que chez les Saurischiens. On considère généralement ce prolongement préacétabulaire comme une acquisition récente de certains groupes ; il n'en est rien puisqu'il existe chez *Tangasaurus* et dans quelques autres genres permien comme *Callibrachion* et *Saurosternon*.

Il ne reste que la branche droite du pubis. C'est un os aplati, très semblable au pubis de *Palæohatteria*, percé d'un orifice (trou obturateur) donnant sans doute passage à un nerf. Il présente, à sa face ventrale, une courte apophyse, homologue de l'apophyse prépubienne des Lacertiliens. L'ischion est peu visible ; c'est également un os aplati et de forme discoïdale. A ce stade, les pubis et les ischions ne s'unissent point sur la ligne médiane. Quant aux relations du bassin avec la région sacrée, l'écrasement du fossile ne permet pas de les déterminer.

Le fémur (fig. 18), chose remarquable pour une forme aussi ancienne, est tout à fait du type lacertilien. Ses extrémités articulaires sont encore incomplète-

ment ossifiées; il présente la double courbure en S si fréquente chez les Reptiles. Le trochanter, haut et saillant, se continue dans la partie postérieure de l'os comme une « ligne âpre ». Cette structure est identique à celle présentée par les Lézards et nous permet de conclure à des insertions semblables dans les deux groupes pour le *pubo-ischio-femoralis externus*, les adducteurs et l'*ilio-femoralis*.

Des deux os de la jambe, le tibia est le plus développé. Sa tête supérieure, élargie, semble être, comme chez beaucoup de Reptiles, triangulaire. Le péroné, très aplati, présente dans sa portion distale une légère incurvation.

Le tarse comprend sept os (fig. 18) : à la première rangée un astragale avec apophyse montante bien visible, un fibulaire arrondi et un tibial réduit. L'astragale et le fibulaire sont accolés l'un à l'autre, laissant entre eux un foramen correspondant sans doute au *foramen arteria perforans mesopodii* de *Sphenodon*. A la deuxième rangée il y a quatre os; le quatrième est particulièrement développé.

Les cinq métatarsiens, bien conservés au pied gauche, vont en augmentant de taille du premier au quatrième; le cinquième, à peu près de la taille du deuxième, est élargi à sa partie supérieure. Cet élargissement du métatarsien externe a d'abord été signalé par Boulenger qui y a attaché une grande importance chez les Rhynchocéphales. Goodrich, accentuant cette manière de voir, a considéré ce caractère comme fondamental dans la classification des Reptiles. Son apparition sporadique dans les groupes les plus divers montre qu'on ne peut lui attribuer une pareille importance. Les phalanges ne sont pas visibles.

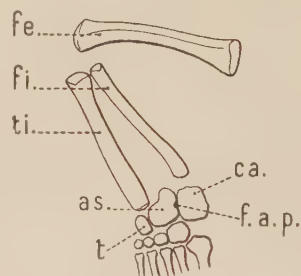


Fig. 18. — Membre postérieur de *Tangasaurus Menelli* (stade C).

as., astragale. — ca., calcanéum.
— f. a. p., foramen. — fe., fémur. —
fi., péroné. — t., tibial. — ti., tibia.

Stade D (Pl. VII, fig. 1). — Cette forme, très incomplète, correspond, par sa taille et par l'état avancé de son ossification, à un stade intermédiaire entre les formes C et celles que je vais bientôt décrire, tout en étant d'ailleurs beaucoup plus près de ces dernières que je considère comme appartenant au type adulte.

L'animal est couché sur le ventre. Il est fort mutilé, puisque la tête et une grande partie du thorax manquent; néanmoins, les éléments qui restent sont suffisants pour nous permettre de l'identifier.

Colonne vertébrale. — Cinq vertèbres dorsales seulement sont conservées; celles qui viennent immédiatement en avant du bassin ont disparu au cours de la fossilisation; les vertèbres qui restent appartiennent donc à la portion moyenne de la région dorsale. Elles sont amphi-cèles, avec notochorde persistante. Les apophyses épineuses sont assez hautes et se dressent verticalement; les centres sont quelque peu excavés et paraissent se terminer par un bourrelet formant un rebord circulaire aux deux extrémités. Entre les vertèbres on aperçoit des intercentres. Cette portion

de colonne ressemble à la suite des vertèbres de *Protorosaurus* telles que Seeley les a figurées, avec cependant des apophyses épineuses beaucoup moins élevées chez *Tangasaurus* que chez *Protorosaurus*. Les analogies avec la colonne vertébrale de *Broomia* sont encore plus nettes et plus profondes.

La région sacrée n'a pas été conservée. La portion antérieure de la queue manque sur une longueur qui correspond à peu près à six vertèbres. Puis viennent sept vertèbres en parfait état avec des apophyses épineuses inclinées en arrière, comme d'ailleurs dans toutes les vertèbres caudales de la majorité des Reptiles. Loin de décroître, ces apophyses semblent plutôt augmenter de taille au fur et à mesure que l'on va vers la portion terminale de la queue. Notre animal avait donc une très longue queue, dont je crois connaître d'autres parties. J'ai fait figurer, planche XI, figure 2, une longue suite de vertèbres incrustées dans une plaque schisteuse. Il y a ainsi une série continue de plus de trente vertèbres, appartenant assurément à l'extrémité terminale de la queue, comme l'indiquent leurs apophyses réduites à presque rien. Ces vertèbres ont été trouvées au milieu d'un grand nombre de fragments de *Tangasaurus*; je me crois par suite autorisé à les rapporter à ce genre. Leur taille, très différente de celle des vertèbres caudales décrites sur l'autre échantillon, indique, si le rapprochement que je propose est exact, un grand nombre de vertèbres intermédiaires. Je ne puis, bien entendu, préciser ce nombre.

Les premières caudales conservées présentent, à leur partie inférieure et postérieure, deux petites facettes articulaires qui portaient des os en chevron bien développés. Ces os étaient fermés à leur partie supérieure par une barre osseuse qui n'a guère été signalée jusqu'à présent que dans les Mésosauriens et les Dinosauriens.

J'ai cherché si les dernières caudales étaient partagées, comme celles des Lézards actuels, par un septum cartilagineux permettant la rupture de la queue (autotomie évasive); je n'ai pu en trouver aucune trace.

Côtes et revêtement ventral. — Onze côtes plus ou moins complètes sont conservées; aucune n'est en place. La tête articulaire est élargie, mais on ne peut voir s'il y a ou non un commencement de dichocéphalie. Trois d'entre elles présentent des traces de fracture. On aperçoit des fragments du revêtement ventral.

Ceintures et membres. — Il ne reste rien des ceintures et très peu de chose des membres.

Il n'y a que quelques fragments du membre antérieur droit: le cubitus est en partie conservé; il ne diffère en rien de celui des formes plus jeunes. Au carpe nous voyons encore cinq os: deux, très développés, me paraissent être l'un le pisi-forme, l'autre l'ulnaire avec son aspect bien caractéristique. Puis nous avons trois os de plus petite taille: le radial sans doute et un central; enfin le troisième s'identifie sans difficulté: c'est le quatrième carpien. Deux doigts seulement n'ont pas disparu, les doigts quatre et cinq. Les métacarpiens et les phalanges sont bien épiphysés. L'un des doigts a cinq phalanges (la cinquième, une griffe, est peu visible),

l'autre en a quatre, ce qui nous permet d'admettre pour l'ensemble de la main la formule 2, 3, 4, 5, 4.

Au membre postérieur, nous avons les deux portions proximales du fémur et quelques doigts. Le fémur gauche montre un trochanter interne peu détaché de la tête, analogue à celui que nous allons décrire dans le prochain stade d'ossification de *Tangasaurus*; il surmonte une fosse trochantérienne que nous retrouverons plus loin. Le fémur droit indique la courbure en S déjà signalée. La jambe n'est représentée que du côté gauche et seulement par l'extrémité distale du péroné. On voit également deux os que je rapporte avec doute à l'astragale et au fibulaire. Deux métatarsiens sont bien conservés; ils recouvrent plus ou moins l'extrémité distale d'un troisième. Les phalanges sont remarquablement épiphysées et tout à fait comparables à celles du Varan actuel. Les deux doigts conservés ont comme formule des phalanges: 4 et 4. Ce sont le troisième et le cinquième doigts. Ils sont terminés par des griffes longues et incurvées.

Si nous rapprochons les divers points de cette description évidemment fragmentaire des données anatomiques fournies par les fossiles précédents, nous trouvons, entre toutes ces formes, d'étroites analogies dans les membres, les vertèbres, les côtes. Les seules différences résultent de l'ossification plus ou moins avancée des fossiles.

Stade E (Pl. VIII à XI). — Nous arrivons, avec ce stade, à la forme de plus grande taille que nous pouvons considérer, étant donné le développement de son ossification, comme un type adulte. Ce mot adulte doit d'ailleurs être pris dans un sens relatif, car on sait que chez les Reptiles la croissance est extrêmement lente et dure à peu près toute la vie.

Je baserai ma description sur une pièce assez complète, représentée planche VIII, figure 1, et dont l'empreinte et la contre-empreinte donnent la colonne vertébrale dans la région comprise entre les deux ceintures, la région sacrée, la partie antérieure de la région caudale, la ceinture pectorale moins les clavicules, l'humérus, une partie du bras et de la main, enfin le membre postérieur. Quelques autres exemplaires nous fourniront les parties qui manquent ou compléteront celles qui ne sont pas entièrement représentées. Nous nous guiderons pour cela en partie sur les lois de l'Anatomie comparée, en partie sur le hasard qui a fait que la pièce principale et la pièce complémentaire ont quelques portions communes permettant leur rapprochement. La pièce de la planche XI, figure 1, montre les deux membres postérieurs entiers et complète sous ce rapport le type fondamental de notre description.

Le plancher pelvien, représenté planche X, figure 5, appartient au même animal que les restes fossiles de la planche VIII, figure 1. Ils ont en commun un revêtement ventral identique; on retrouve sur les deux exemplaires les mêmes côtes longues à extrémité distale élargie, les doigts terminés par des griffes semblables.

La pièce de la planche X, figure 4, qui donne le membre antérieur à peu près complet, appartient aussi au même animal que notre grande forme; il y a identité de l'humérus dans la partie distale commune aux deux exemplaires et identité de l'avant-bras. Nous avons d'ailleurs des échantillons plus complets, malheureusement moins nets pour les détails, qui justifient ce rapprochement.

Un autre échantillon (Pl. IX, fig. 2) nous donne la tête et la région cervicale. Celle-ci se raccorde avec les vertèbres les plus antérieures de notre pièce principale, nous sommes donc toujours en présence de la même forme. Avec cette tête, vue par la face supérieure, nous avons trouvé le crâne représenté par sa face palatine. Les conditions de gisement et les caractères anatomiques (comme nous le verrons plus loin) nous autorisent à la décrire en même temps.

Enfin, toujours dans le même gisement, j'ai découvert des fragments de tégument (Pl. V, fig. 3). Je n'ai évidemment aucun argument anatomique pour démontrer qu'ils appartiennent à la même forme que les restes fossiles déjà cités, mais je crois pouvoir le faire, car je n'ai trouvé, parmi les pièces identifiables du gisement, que des portions du seul genre *Tangasaurus*.

Cette analyse, un peu longue et pénible, m'a permis d'obtenir à peu près toutes les pièces du squelette de *Tangasaurus* au stade E. Il convient maintenant, les ayant rapprochées, d'en faire l'étude détaillée.

Crâne. — *Face supérieure* (Pl. IX, fig. 2). — L'aplatissement du fossile et surtout l'usure de la plaque gréseuse qui a nivelé l'empreinte des os rendent l'étude de cette région particulièrement difficile. Le pariétal, seul os bien conservé, ressemble beaucoup à celui des Lacertiliens. C'est un os unique, élargi en avant et formant en arrière deux pointes assez longues qui s'écartent pour aller donner, sans doute avec le squamosal (tabulaire) et le para-occipital, un point de suspension à l'os carré.

Il est impossible de se prononcer sur la forme et la structure de la région temporale; on ne peut voir non plus si le pariétal est percé ou non d'un foramen pinéal. Entre les deux branches du pariétal est placé le supra-occipital, et la partie postérieure du crâne a un aspect tout à fait lacertilien. Sur les côtés, on aperçoit un os semi-circulaire, peut-être le carré.

Cette description de la face supérieure est bien incomplète, mais toute précision supplémentaire serait pure hypothèse, c'est pourquoi nous n'irons pas plus loin dans l'étude de cette région.

Voûte palatine (Pl. VIII, fig. 5 et Pl. IX, fig. 1). — Elle a été sommairement décrite par Houghton, mais la mauvaise conservation de son fossile l'a conduit à une interprétation erronée. Je signalerai, au cours de ma description, les points qui ne peuvent être adoptés.

Le basi-occipital est le petit os situé en arrière du basisphénoïde, formant un condyle cylindrique ressemblant beaucoup à celui des Lézards. Il présente à sa partie antérieure deux fortes tubérosités.

Les exoccipitaux sont difficiles à déterminer. Sur le côté gauche du basi-occipital on voit une pièce osseuse fortement excavée qui me paraît pouvoir être considérée comme l'exoccipital droit. Au fond de l'excavation qu'il présente, se trouve un foramen assez large, sans doute pour le passage de l'hypoglosse. L'Amphibien embolomère *Seymouria* est caractérisé par une structure à peu près semblable.

Le basisphénoïde est bien développé ; sa surface inférieure est pourvue de deux crêtes latérales très fortes se terminant chacune par une tubérosité. Par suite de la hauteur des crêtes latérales, le basisphénoïde a une concavité prononcée. Celui de *Varanosaurus* lui ressemble beaucoup sur ce point. Il n'y a pas de foramen carotidien visible. Le basisphénoïde se prolonge, en avant, par un long parasphénoïde, tout entier situé dans une large fenêtre interptérygoïdienne. Haughton signale, avec doute d'ailleurs, une soudure des ptérygoïdiens sur la ligne médiane, entraînant la fermeture de la fenêtre interptérygoïdienne. Notre fossile mieux conservé montre qu'il n'en est rien.

Le ptérygoïdien, bien visible du côté droit, s'étend parallèlement au parasphénoïde, puis, arrivé à hauteur de la jonction de celui-ci avec le basisphénoïde, il se dirige brusquement vers l'extérieur pour aller s'articuler avec le carré. En avant, il se prolonge par le palatin, sans qu'il soit possible de déterminer l'emplacement exact de la suture. La fosse palatine se voit assez nettement. On aperçoit aussi des fragments du maxillaire avec traces de dents. Celles-ci devaient très probablement s'étendre sur les ptérygoïdiens.

Tels sont les caractères bien définis que l'observation peut mettre en évidence sur un fossile conservé comme le nôtre. Avant de passer à l'examen des autres parties mal conservées dont l'interprétation est douteuse, je voudrais discuter rapidement quelques-uns des points acquis. Je n'ai rien à dire sur le condyle ; la forme du basisphénoïde, le long parasphénoïde, la large fenêtre interptérygoïdienne sont des caractères tout à fait lacertiliens. Parmi les formes fossiles, *Broomia* et *Aræoscelis* (*Bolosaurus*) les présentent avec une égale netteté. L'opinion de Haughton, qui rapprochait *Tangasaurus* d'*Euparkeria*, ne peut plus être soutenue maintenant que nous connaissons la voûte palatine de *Tangasaurus*.

Dans le désordre présenté par les autres pièces de cette région, il y a deux os bien visibles sur lesquels je désire attirer l'attention, bien que je ne puisse en donner qu'une interprétation douteuse,

A gauche du parasphénoïde, on aperçoit une pièce osseuse, évidemment déformée par la pression, et dont la signification n'apparaît pas clairement. A première vue elle paraît représenter le processus basiptérygoïdien, mais ce serait alors un processus basiptérygoïdien inséré en grande partie sur le parasphénoïde, ce qui ne correspond pas au cas normal. D'autre part, cette pièce est séparée du parasphénoïde et du basisphénoïde par un petit osselet dont on ne comprendrait plus la signification ; enfin, à son autre extrémité, elle s'articule avec un os dont la forme ne rappelle point celle du ptérygoïdien bien visible sur le côté droit du fossile. Je serais

plutôt porté par suite à la considérer comme un épitérygoïde déformé, au cours de la fossilisation, par la pression qu'il a subie.

Quelle est maintenant la signification de l'osselet signalé plus haut? Dans la voûte palatine de *Seymouria*, Watson (1) a décrit une pièce semblablement placée, qu'il homologue avec doute au cartilage intercalaire situé, chez les Lézards et *Sphenodon*, entre le processus basiptérygoïdien et le ptérygoïde. Broom (2) adopte ce point de vue en le précisant et voit, dans cette structure, la persistance du mésoptérygoïde des Poissons. Il fait remarquer que le Poisson rhipidistien *Eusthenopteron Foordi* présente un ectoptérygoïde homologue au ptérygoïdien des formes supérieures. Du côté interne, cet ectoptérygoïdien s'articule avec un os long et grêle, le mésoptérygoïde des Poissons osseux. Ce dernier a les mêmes connexions que l'osselet signalé par Watson dans *Seymouria* et que je crois retrouver dans *Tangasaurus*.

A ce point de vue, *Eusthenopteron*, *Seymouria*, *Tangasaurus* constitueraient une série morphologique assez nette, où l'on assisterait à l'atrophie graduelle du mésoptérygoïde. On le trouve, plus réduit encore, dans certains Lézards actuels (*Agama*, *Zootoca*, etc.) et dans *Sphenodon*; cette réduction du mésoptérygoïde semble être corrélative de l'allongement du processus basiptérygoïdien.

Sur la face inférieure du crâne (Pl. IX, fig. 1), de part et d'autre du basi-occipital, on voit deux pièces longues et incurvées, ressemblant un peu à des clavicules. Il y a cependant quelques différences et la position à peu près symétrique de ces pièces par rapport au basi-occipital ne permet guère de croire qu'elles ont été déplacées. On ne peut les comparer qu'à l'os hyoïde qu'elles représentent peut-être. Si cette interprétation est exacte, il est intéressant de noter qu'aucun Reptile vivant ne possède un appareil hyoïdien aussi développé. Pour trouver quelque chose d'approchant, c'est vers les Amphibiens qu'il faut se tourner. Dans les Ichthyosaures, Sollas (3) a décrit un appareil hyoïdien également bien développé et, là encore, c'est seulement avec certains Amphibiens (*Cryptobranchus*, *Menobranchus*, *Amphiuma*), que l'on peut tenter un rapprochement.

Tégument. — On sait combien, dans les formes fossiles, les parties molles se conservent difficilement. Leurs restes constituent toujours de rares curiosités. Dans le groupe des Reptiles, on connaît les curieux spécimens des phosphorites du Quercy, le tégument de quelques Dinosauriens crétacés; pour les formes paléozoïques, on n'a guère indiqué jusqu'à présent qu'un seul fragment de revêtement dermique, dans le genre *Heleosaurus*, du Permien de l'Afrique australe.

Je crois intéressant de signaler une empreinte (Pl. V, fig. 3) que j'ai trouvée avec des restes de *Tangasaurus* et qui me paraît représenter un morceau de peau. Sur cette empreinte, on voit une série de granulations disposées assez régulièrement, mais

(1) D.-M.-S. WATSON, On *Seymouria*, the most primitive known reptile (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1918).

(2) R. BROOM, On the persistence of the mesopterygoid in certain reptilian skulls (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1921).

(3) SOLLAS, The skull of *Ichthyosaurus*, studied in serial sections (*Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, vol. CCVIII, 1916).

sans qu'il soit possible d'y trouver des traces de métamérie; l'ensemble peut être comparé à ce que l'on rencontre chez les Geckos.

Nous établirons plus loin que *Tangasaurus* doit être considéré comme un précurseur des Lézards, et, étant donnée l'importance de la squamation chez les Lacertiliens vivants, il est intéressant de voir en quelle mesure le tégument de *Tangasaurus* peut infirmer ou confirmer les diverses théories émises sur l'évolution du revêtement dermique.

Smalian (1) a signalé, il y a déjà longtemps, que, parmi les Amphibènes américains, *Amphisbæna fuliginosa* et *Anopsibæna kinghii* avaient deux anneaux d'écailles par segment; dans *Blanus cinereus* de l'Ancien Monde, il y en a seulement un.

De même, dans certains Serpents, Stehli (2) a montré qu'à chaque segment du corps correspond une rangée d'écailles; dans les Scinques et les Agamidés il y a deux rangées d'écailles par côte; enfin, dans les Geckos, les écailles ne présentent aucun arrangement métamérique.

La disposition segmentaire ayant toujours été considérée comme primitive (cette hypothèse semble d'ailleurs confirmée par le mode de répartition des écailles chez les Ganoïdes et les Téléostéens), le revêtement dermique des Scinques et des Agamidés représenterait par suite une disposition plus ancienne que celle des Geckos. C'est l'opinion de Stehli qui voit, dans le genre fossile *Aëtosaurus*, où les plaques osseuses recouvrant le corps sont disposées par segments, une image de la condition des Lézards primitifs.

Le tégument de *Tangasaurus* nous montre, une fois de plus, le désaccord entre les arguments de fait et les inductions théoriques; il ne présente point de disposition segmentaire, mais un arrangement sinon sans ordre, ne reflétant tout au moins aucune marque de métamérisation. Il n'est plus possible, par suite, de considérer, dans les formes actuelles, les Ophidiens, les Zonuridés, les Anguidés, comme ayant un tégument à allure primitive, les Geckos comme présentant un stade plus avancé ou dégénéré; au contraire, ce sont ces derniers qui se rapprochent le plus de l'aspect des formes ancestrales.

Colonne vertébrale. — Les deux échantillons représentés planche VIII, figure 1, planche IX, figure 2 nous montrent la colonne vertébrale dans un remarquable état de conservation. Ces deux pièces pourraient presque être raccordées, et ainsi mises bout à bout, elles donneraient sensiblement la longueur de toute la région présacrée. Toutes les vertèbres sont amphotères, avec une large perforation notochordale.

Région cervicale. — Il y a probablement huit vertèbres cervicales. Le pro-atlas n'a été signalé que dans un très petit nombre de Reptiles paléozoïques. Il se présente ici comme une pièce osseuse simple s'articulant avec l'atlas par une véritable zygapophyse; il entre en contact, en avant, avec la base du crâne (région du foramen

(1) SMALIAN, Beiträge zur Anatomie der Amphisbænen (Zeitschrift für Wiss. Zool., XLII, p. 125-202 pl. V-VI).

(2) STEHLI, Ueber die Beschuppung der Reptilien (Jenaische Zeitschr., XLVI, 1910, p. 737-800).

magnum). L'atlas se voit très nettement. Il est constitué par un neurocentre incurvé et fortement incliné en arrière, comme dans *Ophiacodon* (1) (fig. 19) ; il s'articule en arrière avec une pièce osseuse dont il est difficile de préciser la structure, mais qui, sans aucun doute, est l'apophyse odontoïde. La présence d'un pro-atlas et sa forme dans le genre *Tangasaurus* appellent quelques remarques.

On a établi, en se basant sur les paires nerveuses, que le crâne des Reptiles actuels renferme un plus grand nombre de segments que celui des Amphibiens. Il contient en effet les nerfs spinal et hypoglosse qui correspondent aux deux premières paires spinales des Amphibiens. Dans ces derniers, par suite, les deux premières vertèbres sont morphologiquement antérieures à l'atlas des Reptiles. Tout se passe comme si, chez les Amniotes, le crâne avait englobé les premiers segments de la colonne vertébrale. Dans cette hypothèse, le pro-atlas serait le dernier vestige d'une de ces ver-

tèbres absorbées par le crâne, et sa rareté chez les formes vivantes, puisqu'on ne l'a signalé avec cette certitude que chez le Crocodile et chez *Sphenodon*, viendrait à l'appui de la conception qui en fait un organe rudimentaire. Enfin, un autre argument, émis par Albrecht (2), confirmerait encore cette manière de voir : il existe chez beaucoup d'Amniotes un nerf situé entre l'occipital et la première vertèbre (nerf pro-atlantique) qui appartiendrait à une vertèbre disparue.

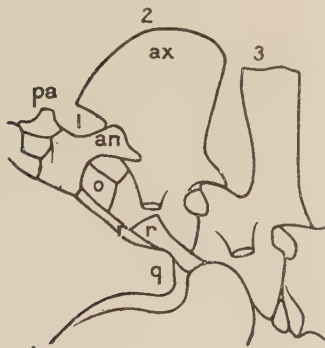


Fig. 19. — Pro-atlas, atlas et axis d'*Ophiacodon mirus*, d'après Williston et Case.

an., atlas. — ax., axis. — o., apophyse odontoïde. — pa., pro-atlas. — q., carré. — r., côtes.

Si nous comparons l'atlas et le pro-atlas de *Tangasaurus* à ceux des formes actuelles, nous ne trouvons aucune différence structurale entre ces pièces. Au lieu de présenter, dans le genre paléozoïque, cette complication qui traduirait son origine vertébrale, le pro-atlas est là un élément aussi simple que dans les formes

vivantes. Nous voilà bien loin de l'aspect que nous faisaient prévoir les déductions embryologiques. De plus, nous ferons remarquer avec Gadow (3) que le pro-atlas, situé en avant du nerf pro-atlantique, ne peut représenter l'arc de vertèbre auquel appartenait ce nerf, car les nerfs sortent toujours à travers les ares ou en arrière d'eux. Ainsi les résultats d'une anatomie comparée précise concordent avec les faits paléontologiques, et le pro-atlas ne peut plus être considéré comme un organe rudimentaire, dernier reste d'une vertèbre disparue.

Les divers moulages que nous avons fait exécuter ne donnent pas un dessin suffisamment net de l'axis. Les vertèbres cervicales qui suivent sont caractérisées par

(1) E.-C. CASE, S.-W. WILLISTON, H.-G. MELL, Permocarboniferous vertebrates from New Mexico (*Carnegie Institution, Publ.* 181, 1913).

(2) P. ALBRECHT, Ueber den Proatlas (*Zool. Anz.*, 1880, p. 450).

(3) H. GADOW, On the evolution of vertebral column of Amphibia and Amniota (*Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, ser. B., vol. CLXXXVII, 1896).

leurs neurapophyses basses et larges et par leurs zygapophyses très élevées au-dessus des centres.

Région dorsale. — Les vertèbres dorsales sont probablement au nombre de dix-huit; il n'y a pas de lombaires. Toutes sont amphiçèles; on ne voit pas d'intercentres, mais l'espace vide qui existe entre certaines vertèbres pourtant parfaitement en place permet de supposer leur existence. A partir de la région scapulaire, les neurapophyses augmentent progressivement de longueur et atteignent leur taille maxima presque dans la région lombaire, à la huitième vertèbre comptée à partir du bassin. Les centres sont légèrement concaves sur leurs faces externes; les zygapophyses sont horizontales; les diapophyses très puissantes.

Sacrum. — Il y a deux vertèbres sacrées. Elles diffèrent à peine de celles qui précèdent. Les neurapophyses sont moins fortes, la surface suturale pour la diapophyse s'étend sur tout le centre. Deux paires de côtes sacrées, sensiblement de même grosseur, s'attachent à l'ilion en arrière de l'acétabulum.

Vertèbres caudales. — Sur la pièce représentée planche VIII, figure 1, qui a servi de base à cette description, cinq vertèbres caudales seulement sont conservées. Elles ont des neurapophyses hautes et droites et de fortes apophyses transverses.

D'autres échantillons complètent partiellement cette région toujours très mutilée dans nos fossiles. Planche XI, figure 1, on voit une série de vertèbres caudales dont les neurapophyses diminuent rapidement de hauteur; quant aux apophyses transverses, elles disparaissent à partir de la sixième vertèbre. Une de ces vertèbres, légèrement déplacée, montre une perforation notochordale très large. Les os en chevron ne sont pas nettement visibles.

Côtes. — Les côtes sont longues et incurvées, avec un très faible élargissement de l'extrémité distale. Elles enserrant véritablement le thorax. Leur extrémité articulaire est aplatie et, dans la région dorsale, on voit un commencement de dichocéphalie. Mais le capitule et le tubercule sont à peine séparés l'un de l'autre, seulement par une petite échancrure, comme chez *Aræoscelis*. La fusion de la tête et du tubercule apparaît dans la région lombaire; la côte est alors holocéphale, ce qui nous conduit au type lacertilien actuel. Nous reviendrons plus loin sur ce point.

Revêtement abdominal. — La partie ventrale de *Tangasaurus* présente, à ce stade, le revêtement abdominal ou parasternum déjà signalé aux stades plus jeunes, mais ici bien développé et formant une véritable cuirasse. Ces « côtes abdominales » ou mieux ces parasternalia sont identiques par leur forme et leur structure à ceux que l'on a déjà décrits dans un certain nombre de formes permienes : *Protorosaurus*, *Palæohatteria*, *Kadaliosaurus*, etc. Ils sont constitués par une pièce médiane en forme de V, la pointe du V étant tournée vers l'avant. De chaque côté, on a deux tiges à peu près rectilignes, qui recouvrent la branche latérale du V sans s'articuler avec elle. Dans *Tangasaurus* on peut estimer à six le nombre de parasternalia par segment; il y en a deux chez *Sphenodon* et seulement un chez les Lézards et les Crocodiles.

Ceinture scapulaire. — La figure 1 de la planche X nous montre une ceinture scapulaire dans un remarquable état de conservation. L'interclavicule est un os long, aplati, qui se termine antérieurement en une tête rhomboïdale sur laquelle s'appuient les clavicules. Par sa partie postérieure, cet interclavicule pénètre dans la plaque sternale. Il présente, sur sa bordure, une légère cannelure. Watson a signalé une semblable structure chez *Broomia* et il y voit la marque d'une articulation entre l'interclavicule et les coracoïdes. Une telle disposition est tout à fait exceptionnelle et ne se rencontre guère que dans les Plésiosauriens. Il est beaucoup plus probable que cette cannelure indique l'insertion primitive du muscle pectoral.

Les clavicules s'appuient, d'une part sur la tête de l'interclavicule, d'autre part sur

le scapulum (celui-ci, à peine visible sur notre échantillon, ne peut être décrit); de plus, elles se touchent sur la ligne médiane.

Le caractère le plus remarquable de cette ceinture réside dans le grand développement pris par l'os coracoïdien (fig. 20). C'est un élément elliptique, s'étendant de part et d'autre de la cavité glénoïde; celle-ci est surmontée par un processus glénoïdien, formé en grande partie, comme chez *Broomia*, par le scapulum. Audessus de la cavité glénoïde, un large foramen coracoïdien donne passage au nerf de même nom. L'élément coracoïdien de *Tangasaurus* ressemble beaucoup à celui

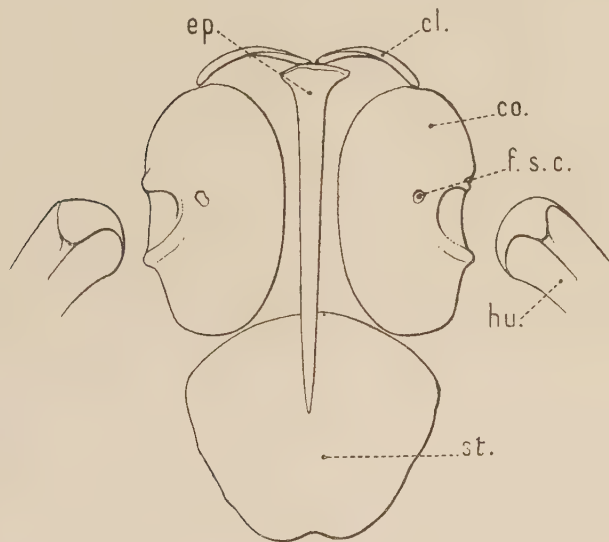


Fig. 20. — Ceinture pectorale de *Tangasaurus Menelli* (stade E).

cl., clavicules. — co., coracoïde. — ep., épisternum. — f.s.c., foramen supracoracoïdien. — hu., humérus. — st., sternum.

des Lézards, les fenêtres en moins. Dans le groupe des formes paléozoïques, on ne peut guère le comparer qu'à celui de *Broomia*; *Varanoops* présente un élément coracoïdien unique, mais très éloigné par sa morphologie de celui de *Tangasaurus*. Nous reviendrons plus loin sur ces variations du coracoïde.

En arrière du coracoïde s'étend une large plaque osseuse d'un contour rhomboïdal, le sternum. Celui-ci résulte de la soudure des deux pièces jusqu'à présent séparées, que nous avons décrites dans les stades plus jeunes. Une échancrure du bord postérieur est la seule trace de la dualité primitive. Aucune dentelure marginale n'indique de relation avec les côtes.

Membre antérieur. — L'humérus est remarquable par sa forme massive et l'élargissement de ses extrémités. Par sa diaphyse bien développée il s'éloigne considérablement de l'humérus des Diadectidés, des Paréiasauriens, des Anomodontes et

d'une façon générale du type tétraédrique des formes paléozoïques. Son extrémité proximale, élargie d'avant en arrière, est munie d'une forte crête deltoïde ; la surface d'insertion du muscle pectoral est particulièrement nette. L'extrémité distale se dilate considérablement en présentant un contour quadrangulaire. Cet élargissement, dû au développement de l'épitrochlée et de l'épicondyle, se fait perpendiculairement à celui de la portion proximale. Les deux condyles se différencient mal l'un de l'autre, mais sont cependant plus distincts que dans *Hovasaurus*. Le foramen

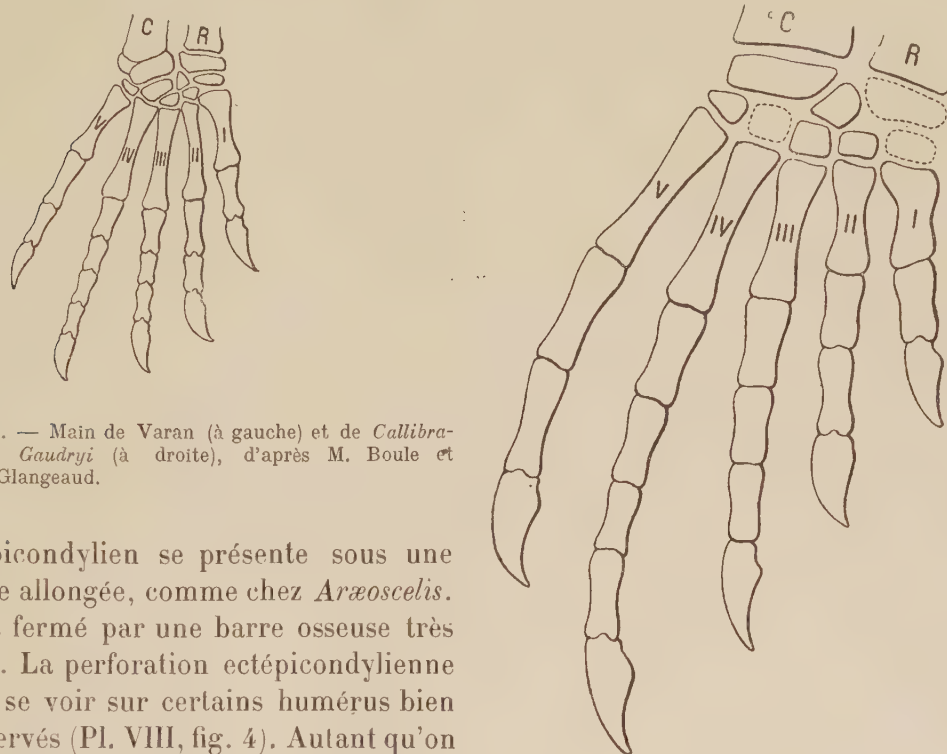


Fig. 21. — Main de Varan (à gauche) et de *Callibrachion Gaudryi* (à droite), d'après M. Boule et Ph. Glangeaud.

entépicondylien se présente sous une forme allongée, comme chez *Aræoscelis*. Il est fermé par une barre osseuse très grêle. La perforation ectépicondylienne peut se voir sur certains humérus bien conservés (Pl. VIII, fig. 4). Autant qu'on en puisse juger, par suite du mauvais état de conservation de *Broomia*, l'humérus de *Tangasaurus Menelli* n'est pas sans analogie avec celui de ce dernier genre.

Le cubitus est un os sensiblement rectiligne et le radius présente une double courbure en S. Leurs extrémités sont légèrement dilatées. A sa partie distale, le cubitus présente une surface articulaire pour le pisiforme. On voit que dans *Tangasaurus Menelli* le bras est beaucoup plus long que l'avant-bras ; ils sont subégaux chez *Aræoscelis* et *Callibrachion*.

On connaît en général très mal le carpe des Reptiles paléozoïques. Nous avons heureusement des pièces admirablement conservées, où tous les éléments présentent encore leurs connexions naturelles.

Le carpe est formé de onze os (Pl. X, fig. 4). A la première rangée on a un pisiforme, un radial, un intermédiaire et un ulnaire ; à la deuxième, cinq os car-

piens. Les deux rangées sont séparées par deux os centraux. D'après Haughton, *T. Menelli* n'aurait que quatre os carpiens, mais il semble plus exact d'attribuer cette variation au mauvais état de conservation de l'échantillon du Tanganika plutôt qu'à une différence spécifique ou générique. Il est difficile de comparer ce carpe à celui des autres formes permienne, où il est en général mal conservé. *Broomia* a un carpe identique à celui de *Tangasaurus*, avec un central en plus ; dans les deux genres, les os centraux séparent la rangée proximale de la rangée distale.

En résumé ; ce qui caractérise le carpe de *Tangasaurus Menelli* c'est à la fois le grand nombre de ses éléments et l'état très avancé de l'ossification.

La patte de *T. Menelli* ressemble beaucoup à celle des Lacertiliens (fig. 21 et 22).

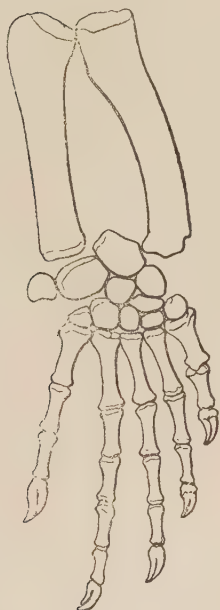


Fig. 22. — Carpe et main de *Tangasaurus Menelli*.

Les cinq doigts sont particulièrement forts et parfaitement ossifiés, sans trace de cartilage épiphysaire. Ils sont inégaux, le pouce étant le plus court et le quatrième doigt le plus long. La longueur des métacarpiens va en augmentant du premier au quatrième, le troisième ayant d'ailleurs sensiblement la taille du quatrième. Les métacarpiens des Lacertiliens actuels présentent le même ordre d'accroissement ; chez *Calibrachion*, le troisième et le cinquième sont subégaux ; chez *Sphenodon*, le troisième est le plus long. Le pouce a deux phalanges ; le deuxième doigt en a trois ; le troisième, quatre ; le quatrième, cinq ; le cinquième, trois. Les phalanges onguéales de tous les doigts sont des griffes fortes, aiguës et recourbées.

Si nous examinons l'ensemble du membre antérieur, nous y voyons quelques particularités intéressantes à signaler. Ce membre présente une incurvation analogue à celle que l'on rencontre dans certaines formes nageuses, par exemple *Geosaurus* dans les Thalattosuchiens, *Globicephalus* chez les Cétacés. Mais alors que chez *Geosaurus* l'incurvation porte à peu près uniquement sur l'avant-bras et sur la main, chez *Tangasaurus* elle est le fait du seul humérus. Cette incurvation semble

être une conséquence de la vie aquatique ; elle n'en est point d'ailleurs une conséquence fatale, puisque chez les Ichthyosauriens et les Mésosauriens l'humérus est à peu près rectiligne.

C'est sans doute à la vie aquatique qu'il faut aussi rapporter le raccourcissement de l'avant-bras de *T. Menelli* ; là encore ce n'est pas un phénomène général, et dans presque toutes les formes nageuses, le raccourcissement commence par l'extrémité proximale du membre. Enfin, l'humérus, au lieu de présenter à son extrémité distale élargie un contour arrondi comme *Mesosaurus*, les Ichthyosauriens, les Plésiosauriens, les Mosasauriens, etc., a un contour rectangulaire. Ces diverses exceptions à une règle à peu près constante s'expliquent d'abord par le fait que *T. Menelli* n'était que médiocrement adapté à la vie aquatique et aussi par les

nombreuses solutions morphologiques que peut offrir le problème de l'adaptation à un même milieu.

Ceinture pelvienne et membre postérieur. — J'étudierai ces organes d'après les pièces représentées planches X et XI, figures 5 et 4, et d'après quelques os isolés.

Ceinture pelvienne. — Les trois os du bassin concourent à la formation de la cavité cotyloïde qui a l'allure d'une coupe. L'ilion en constitue la moitié supérieure; son col est large et court; sa partie spinale se porte en arrière, formant une bande étroite, et envoie en avant un prolongement de petite taille.

La portion postérieure, bien développée, donne insertion, sur sa face externe, à l'*ilio-femoralis* et à l'*ilio-fibularis*. La ligne transverse sépare les racines de ces deux muscles de celles du *longissimus dorsi* et de l'*ilio-costalis* qui partent de la partie supérieure de l'ilion. Je ne donne pas cette terminologie musculaire pour charger ma description d'une nomenclature fastidieuse, mais pour préciser, plus que ne le permet le simple examen ostéologique, les rapports de structure entre *Tangasaurus* et les formes paléozoïques ou vivantes. Si nous comparons *Tangasaurus* à *Ophiacodon* et *Dimetrodon*, nous trouvons de grandes différences dans les insertions musculaires; par contre, avec *Iguana*, l'analogie est à peu près complète. Un caractère ostéologique, cependant, est commun à *Tangasaurus* et aux autres genres permien, c'est la présence d'une apophyse supra-acétabulaire bien développée, absente chez les Lézards.

Le prolongement post-acétabulaire de l'ilion ne se rencontre pas chez tous les Reptiles permien; par exemple, on ne le trouve pas chez *Palæohatteria*. Comme Romer (1) l'a fait remarquer, sa présence semble être en corrélation avec la longueur de la queue, par suite en rapport avec le développement des extenseurs caudaux.

L'ilion de *Tangasaurus* montre, sur sa face externe, la trace des côtes sacrées qui s'insèrent comme dans *Uromastix* ou *Iguana*. L'apophyse préacétabulaire signalée plus haut correspond à celle des Lézards et donne insertion au ligament ilio-pubien. J'ai donné, en décrivant le stade C, quelques indications sur sa morphologie.

Le plancher pelvien est très développé. Le pubis et l'ischion d'un même côté se rejoignent, mais les deux moitiés de la ceinture ne se soudent pas sur la ligne médiane et restent séparées par un cartilage. Le pubis a plus ou moins la forme d'un trapèze; il présente une apophyse pectinée très forte de laquelle part le ligament ilio-pubien. A sa partie postérieure il est percé d'un foramen obturateur qui se trouve placé ainsi sous la partie antérieure de l'acétabulum. L'ischion est plus allongé que le pubis; il est légèrement incurvé sur sa face externe et ressemble à l'ischion des autres Reptiles paléozoïques. Il se prolonge très loin en arrière de l'acétabulum, comme chez les Pélycosauriens.

Fémur et jambe. — Le fémur, sigmoïdal, est plus long et plus grêle que l'humérus. Il présente un trochanter interne haut et saillant, analogue à celui des Lézards, avec

(1) A.-S. ROMER, The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like Reptiles (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. XLVI, 1922, p. 517-606).

une fosse trochantérienne peu marquée. C'est sur ce trochanter que prend insertion la plus grande portion du *pubo-ischio-femoralis externus*, qui s'insère aussi dans la fosse trochantérienne. Le trochanter se poursuit dans le fémur comme une véritable « ligne âpre » sur laquelle s'attachent les adducteurs et l'*ilio-femoralis*. C'est aussi sur cette « ligne âpre » que s'insère le *coccygeo-femoralis*. On sait que chez les Crocodiles et les Dinosauriens, ce muscle prend appui sur une crête très développée, le « quatrième trochanter », qui doit être considéré par suite comme une simple exagération de la ligne âpre. La jambe est un peu plus courte que la cuisse. Le tibia, dans sa partie supérieure, a une section sensiblement triangulaire. Son extrémité distale est élargie et creusée d'une légère dépression correspondant sans doute à l'insertion des fléchisseurs. Le péroné, plus grêle que le tibia, est courbé en S.

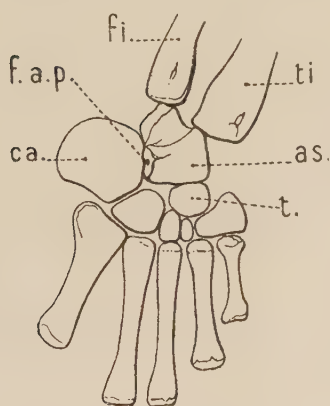


Fig. 23. — Tarse de *Tangasaurus Menelli* (stade E).

as., astragale. — ca., calcanéum. — f.a.p., foramen. — fi., péroné. — t., tibial. — ti., tibia.

Tarse. — Le tarse est formé de sept os (fig. 23) ; il est donc moins généralisé que celui d'*Ophiacodon* mais beaucoup plus complexe que le tarse des Lacertiliens actuels qui est réduit à quatre os.

A la première rangée il y a : 1^o un astragale qui s'étend sous le péroné et lui donne une facette articulaire ; il présente une apophyse montante bien développée et offre, par son profil, une étroite ressemblance avec l'astragale des Lézards ; 2^o un cubital très développé, subcirculaire, séparé de l'astragale par un foramen. La deuxième rangée est constituée par quatre os tarsiens, le quatrième, très large, s'articulant avec le quatrième et le cinquième métatarsiens. Entre les deux rangées se trouve un os allongé qui paraît correspondre aux deux os centraux du tarse d'*Ophiacodon*, mais qui est un tibial, comme je vais l'établir.

Jusqu'à présent, au cours des différentes descriptions, je n'ai pas abordé l'importante question de l'origine et de la signification des os du tarse. Comme on va le voir, les Reptiles de Madagascar nous permettent d'apporter à cette étude une importante contribution.

Cuvier appelait tibial l'astragale des Lacertiliens. Gegenbaur considérait l'astragale comme formé par la fusion du tibial et de l'intermédiaire. Cette conception de l'astragale est encore classique et se trouve exposée dans la plupart des traités d'Anatomie comparée. Cependant, il y a déjà longtemps, Baur, après examen d'un grand nombre d'embryons de Reptiles et de Mammifères, estimait que l'astragale est un élément simple. Chez certains Marsupiaux diprotodontes et occasionnellement dans le pied humain, on trouve un petit os, situé entre l'astragale, le tibia et le péroné, que Bardeleben appelle intermédiaire, mais que Baur considère, avec beaucoup plus de raison, comme un sésamoïde. Baur donna lui-même une série d'hypo-

thèses différentes les unes des autres sur la signification de l'astragale ; il nous suffira de nous rappeler que dans l'une d'elles il homologue l'astragale à l'intermédiaire. Enfin Broom a d'abord considéré l'astragale comme un tibial, puis comme un intermédiaire (1).

En bref, le problème est le suivant : l'astragale, aussi bien chez les Reptiles que chez les Mammifères, est un élément simple. Doit-on le considérer comme l'homologue du tibial ou comme l'homologue de l'intermédiaire ?

Un des tarse les plus primitifs actuellement connu est assurément celui de l'Amphibien *Trematops Milleri* (fig. 24). A la première rangée nous y voyons trois os : un fibulaire, un intermédiaire et un tibial. *Scincosaurus crassus*, un autre Amphibien, nous présente une structure du tarse très voisine de celle rencontrée chez *Trematops*, mais le tibial est beaucoup plus petit.

Nous avons décrit, au stade C de *Tangasaurus*, un tibial situé à l'angle inférieur de l'astragale. Si nous comparons le tarse du stade C à celui du stade E, nous voyons que l'os de E, situé d'une part entre le calcanéum et l'astragale, d'autre part les os tarsiens, ne peut être que le tibial qui, dans la forme plus jeune, se trouvait à l'angle inférieur de l'astragale (fig. 18, p. 71). Nous assistons donc, au cours de l'ossification, à un véritable déplacement du tibial.

En résumé, le tarse primitif, représenté chez certains Amphibiens et quelques Reptiles, est formé de trois os à la première rangée : le fibulaire, l'intermédiaire et le tibial. Ces trois os peuvent être disposés sur une même ligne (*Trematops*, *Scincosaurus*, forme jeune de *Tangasaurus*) ou sur deux lignes (*Tangasaurus* adulte). Le tibial diminue de taille, dans ce dernier cas, et il disparaît souvent ; quant à l'intermédiaire, il se modifie et forme à lui seul l'astragale, le fibulaire devenant le calcanéum.

J'ai indiqué que la seconde rangée du tarse de *Tangasaurus* était composée de quatre os tarsiens, le quatrième étant très développé. On admet généralement qu'il résulte de la fusion des tarsiens 4 et 5, mais l'embryologie n'apporte aucune preuve en faveur de cette interprétation (2). Nous connaissons certaines formes paléozoïques : *Mesosaurus*, *Stereosternum*, *Palæohatteria*, qui présentent un cinquième os tarsien, mais très réduit. Il est par suite beaucoup plus logique d'admettre que cet os, de réduction en réduction, finit par disparaître.

Le pied nous est donné, par plusieurs échantillons, dans un remarquable état de conservation. Les quatre premiers métatarsiens sont grêles et à peu près rectilignes. Ils vont en s'allongeant jusqu'au quatrième. Le cinquième, qui a

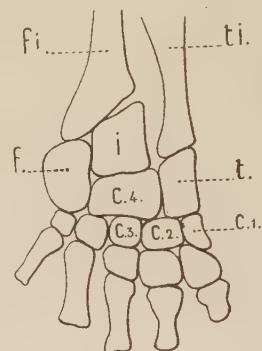


Fig. 24. — Tarse de *Trematops Milleri*, d'après Williston.

c₁, c₂, c₃, c₄, os centraux. — f., fibulaire. — fi., péroné. — i., intermédiaire. — t., tibial. — ti., tibia.

(1) R. BROOM, On the structure of the reptilian tarsus (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1921).

(2) Voir en particulier SEWARTSEFF, *Anat. Anz.*, 1904, p. 433

sensiblement la taille du deuxième, est beaucoup plus élargi, particulièrement à son extrémité proximale; mais sa tête supérieure n'est pas recourbée. Le premier doigt a deux phalanges, le deuxième doigt trois, le troisième quatre, le quatrième cinq. Ce quatrième doigt est le plus long et donne au pied une forme allongée et inégale qui est éminemment lacertilienne. Le cinquième, qui a la taille du deuxième (alors que chez les Lézards il est presque aussi court que le pouce), a quatre phalanges. Les phalanges onguéales sont toutes arquées et pointues.

Résumé général. — Nous venons de passer en revue toute une série de formes, en général plus complètes à mesure qu'elles sont plus grandes et par suite plus susceptibles d'être fossilisées. Mais on a pu remarquer combien, pour les parties communes, nos descriptions se répétaient : la structure de l'organe est partout la même, seule la taille diffère.

*Développement de *Tangasaurus*.* — Si nous n'envisageons que la forme générale, nous voyons, au dessin un peu flou d'un animal incomplet parce que mal ossifié, se substituer peu à peu le dessin précis d'un type lacertiforme.

Si nous considérons séparément les organes, nous pouvons les placer en série parfaitement continue; en allant du plus petit au plus grand, les caractères qui se préciseront sont ceux qui résultent d'une ossification plus complète.

L'humérus, dans les formes les plus jeunes, ne montre ni cette différenciation de l'extrémité distale (développement des condyles) qui résulte de l'action des fléchisseurs et des extenseurs de la main, ni ce développement de la crête deltoïdienne en rapport avec l'insertion des muscles supracoracoïdien et pectoral. L'avant-bras laisse entre son extrémité proximale et l'extrémité distale de l'humérus un espace vide occupé par du cartilage, enfin le carpe n'est pas encore ossifié.

L'animal augmentant de taille, nous reconnaissons toujours la forme générale de l'humérus et, par suite du développement de l'ossification, les crêtes osseuses qui donnent insertion aux muscles apparaissent : ainsi naissent la crête deltoïdienne et les condyles. L'espace vide qui sépare le bras de l'avant-bras diminue et les premiers osselets du carpe se dessinent. On passe ensuite à la forme adulte, où le membre est bien formé et le carpe complètement ossifié.

Si on mesure les trois segments du membre antérieur aux différents stades du développement, on trouve toujours entre eux les mêmes proportions.

Le coracoïde ne présente rien de particulier dans sa formation. Le développement du sternum est beaucoup plus intéressant : d'abord deux petites plaques distinctes qui grandissent, se rapprochent, se soudent.

Au membre postérieur nous pouvons suivre une évolution analogue à celle du membre antérieur. Le fémur des formes les plus jeunes est mal épiphysé, sa courbure peu prononcée, son trochanter peu saillant. Il laisse entre lui et la jambe un large espace vide et le tarse n'est pas encore ossifié ou n'est représenté que par quelques osselets. Puis les crêtes apparaissent, le trochanter se dégage du

corps de l'os, la torsion se développe, le tarse s'ossifie, on arrive à la forme adulte. Là encore on observe, au cours du développement, la persistance d'une même proportion entre les longueurs des différents segments du membre.

Les trois os du bassin sont d'abord réunis simplement par du cartilage, puis, l'ossification progressant, ils se soudent et l'acétabulum est alors entièrement osseux. L'évolution du plancher pelvien se suit très aisément : les ischions et les pubis s'ossifient aux deux extrémités du cartilage primaire (cartilage gastral de Baur) ; dans la forme adulte, au stade E, le pubis et l'ischion d'un même côté se soudent, mais les deux moitiés de la ceinture restent toujours distinctes.

Enfin le revêtement abdominal, très grêle chez les formes jeunes, est d'abord localisé dans la région abdominale. Lorsque nous le voyons pour la première fois, au stade B, il ne dépasse pas la douzième côte (comptée à partir du bassin) ; puis les chevrons parasternaux augmentent de taille et s'étendent vers l'avant ; au stade C, ils n'arrivent pas encore à la pointe du sternum qu'ils atteignent seulement au stade E.

Diagnose de Tangasaurus. — Je résumerai maintenant les caractères principaux de *Tangasaurus*. Certains seront forcément passés sous silence par suite de l'état incomplet des fossiles. Je laisserai également de côté quelques points dont l'interprétation reste douteuse.

Reptile se déplaçant surtout sur la terre ferme, taille un peu inférieure à celle du Varan actuel.

Tête triangulaire, cou de longueur moyenne, peau granuleuse, parasternum bien développé, queue longue, membres lacertiformes, les postérieurs plus longs que les antérieurs. Large basisphénoïde, long parasphénoïde, large vide interptérygoïdien. Dents thécodontes.

Vertèbres notochordales. Vingt-quatre présacrées, deux sacrées. Intercentres. Os en chevron. Côtes dolichocéphales dans la région thoracique, holocéphales dans la région lombaire.

Clavicules fortes, interclavicule allongée, à tête rhomboïdale. Élément coracoïdien unique, séparé du scapulum par une suture. Sternum ossifié. Parasternum. Humérus élargi distalement. Foramen entépicondylien et foramen ectépicondylien. Quatre os à la rangée proximale du carpe, dont un pisiforme ; deux centraux et cinq carpiens. Main pentadactyle. Formule des phalanges : 2, 3, 4, 5, 4. Griffes.

Pubis et ischions bien développés, aplatis. Pas de cavité pubo-ischiatique. Ilion avec long processus postacétabulaire et prolongement préacétabulaire. Fémur sigmoïdal. Jambe légèrement plus courte que la cuisse. Deux os à la rangée proximale du tarse ; calcaneum et astragale (intermédiaire). Tibial placé sous l'astragale. Quatre os tarsiens. Pied pentadactyle. Formule des phalanges : 2, 3, 4, 5, 4. Griffes.

Identité de la forme malgache et de celle du Tanganika. — La dénomination de

Tangasaurus Menelli, créée par Haughton pour des restes de Reptiles fossiles du Tanganika, doit être appliquée à la forme malgache pour les raisons suivantes :

1^o Identité des vertèbres. Haughton ne signale pas d'intercentres, mais l'état de conservation de ses fossiles ne permettait pas de les voir ;

2^o Identité du membre antérieur. Ma description apporte quelques compléments à celles d'Haughton. Mais l'examen comparatif du membre antérieur figuré par Haughton et de celui que j'ai donné ici montrera mieux que toute description leur profonde ressemblance. Haughton ne signale que quatre carpiens ; s'il en était réellement ainsi, le cinquième doigt n'aurait aucun support. Le cinquième carpien est simplement très petit, ce qui explique qu'il a pu facilement disparaître au cours de la fossilisation ;

3^o La ceinture scapulaire est formée, dans les deux types, d'un élément coracoïdien unique, de même forme ; il y a un sternum ossifié ;

4^o La figure donnée par Haughton, pour la ceinture pelvienne et le membre postérieur, et celle que je donne ici montrent la ressemblance absolue de ces organes.

En résumé, les restes fossiles des formations paléozoïques de Madagascar décrits dans ce chapitre doivent être rapportés au genre *Tangasaurus Menelli* Haughton (1).

POSITION SYSTÉMATIQUE DE TANGASAURUS.

Affinités de *Tangasaurus* avec les formes paléozoïques et mésozoïques. — Au cours de la description précédente, nous avons signalé les analogies de *Tangasaurus* et de certains types disparus. Nous allons maintenant rassembler ces données éparses et les compléter afin d'élucider d'une façon aussi exacte que possible la place de *Tangasaurus* dans la faune contemporaine permienne et la faune mésozoïque.

Tangasaurus et *Aræoscelis* (2). — Les analogies entre les deux genres sont très grandes. On ne peut comparer les régions temporales, mais, s'il est vrai (et c'est au moins très vraisemblable) que le genre *Ophiodeirus* fondé par Broom (3) sur les exemplaires figurés par Case sous le nom de *Bolosaurus* est identique à *Aræoscelis*, la ressemblance entre la voûte palatine des deux formes est vraiment frappante. Dans les deux genres, il y a un large vide interptérygoïdien, un très long parasphénoïde, et un basisphénoïde élargi, à surface inférieure incurvée. Il est assez difficile de comparer la ceinture pectorale d'*Aræoscelis*, figurée par

(1) Les analogies si profondes de cette forme malgache et de *Broomia* m'avaient beaucoup frappé et j'avais rapporté à ce dernier genre (*C. R. Acad. Sc.*, t. 180, 1925) un échantillon qui me paraît plutôt maintenant devoir être rapporté au genre *Tangasaurus*.

(2) S.-W. WILLISTON, The osteology of some american permian vertebrates (*Journ. of Geol.*, 22, 1914, p. 364-403).

(3) R. BROOM, On the structure and affinities of *Bolosaurus* (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. XXXII, 1913, p. 509-516).

Williston, à celle de *Tangasaurus*. Mais, si l'on se reporte à l'exemplaire d'*Ophioideirus* figuré par Broom, on ne voit aucune différence importante dans la morphologie des coracoïdes. Les humérus sont à peu près semblables et présentent un foramen entépicondylien et un foramen ectépicondylien. Le plancher pelvien est très développé dans les deux formes, les deux fémurs ont le même trochanter haut et saillant, la même courbure en S. Le fémur d'*Aræoscelis* est seulement plus grêle et plus long que celui de *Tangasaurus*. La main et le pied du genre américain ne sont pas assez bien conservés pour permettre une étude comparative.

Les apophyses des vertèbres sont plus hautes chez *Tangasaurus* que chez *Aræoscelis*. Dans les deux genres, les côtes présentent une tête articulaire élargie, le sacrum est semblable et la queue très longue.

Nous avons noté plus haut la ressemblance des humérus et des fémurs. Il faut ajouter que les membres de *Tangasaurus* sont plus trapus que ceux d'*Aræoscelis*, plus courts et plus forts.

Protorosaurus. — Les ressemblances entre *Protorosaurus* et *Tangasaurus* sont assez marquées. L'état de mutilation du crâne du premier ne permet pas de comparer les voûtes palatines, mais dans le squelette post-cranial on peut relever d'étroites analogies. Les deux formes ont des neurapophyses très élevées et des intercentres. Selon H. von Meyer (1), l'humérus de *Protorosaurus* ne présente pas de foramen ectépicondylien; Seeley (2) n'en parle pas dans sa description. Cependant, d'après Williston (3), il y en aurait un, ce qui nous rapprocherait de la condition observée chez *Tangasaurus*. L'os coracoïdien et l'interclavicule semblent être identiques; chez *Protorosaurus*, les membres postérieurs sont beaucoup plus longs que les antérieurs; la différence est moindre chez *Tangasaurus*.

Kadaliosaurus. — Ce genre avait été rapproché par Credner (4) de *Palæohatteria*; Williston a montré que ses affinités sont avec *Aræoscelis*. L'humérus possède sans doute un foramen entépicondylien et un foramen ectépicondylien comme celui de *Tangasaurus*. Les autres os des membres ont sensiblement la même allure que ceux du Reptile de Madagascar et, dans les deux genres, on trouve une forte armature ventrale.

Broomia. — Ce petit Reptile du Permien de l'Afrique australe (5) montre également, peut-être même beaucoup plus nettement que les formes précédentes, une profonde ressemblance avec *Tangasaurus*. La structure générale du palais est la même dans les deux formes: large basisphénoïde, long parasphénoïde, vide interptérygoïdien, nombreuses dents palatines. La colonne vertébrale a également même structure: centres perforés, arcs neuraux forts, articulations zygapophysaires

(1) H. VON MEYER, Zur Fauna der Vorwelt. Saurier aus dem Kupferschiefer, 1857.

(2) H.-G. SEELEY, *Protorosaurus Speneri* (Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., 175 B., 1887, p. 187-213).

(3) S.-W. WILLISTON, The osteology of some american permian vertebrates (Journ. of Geol., 22 1914, p. 364-403).

(4) CREDNER, Die Stegocephalen und Saurier... (Zeitsch. der Deutsch. geol. Ges., Bd. XI.1, 1889).

(5) D.-M.-S. WATSON, On *Broomia perplexa*... (Proc. Zool. Soc. Lond., 1914).

horizontales, intercentres; les côtes ont même forme. Les coracoïdes sont absolument identiques, ainsi que les interclavicules. L'humérus de *Broomia*, bien que déformé par l'écrasement, se montre en tous points semblable à celui de *Tangasaurus*. L'analogie se poursuit dans la forme de l'ilion et celle du fémur.

Broomia présenterait au carpe un os central de plus que *Tangasaurus* et cinq tarsiens au lieu de quatre. Ce sont là les seules différences importantes entre les deux genres, et encore faut-il ajouter que le carpe et le tarse de *Broomia* sont dans un mauvais état de conservation qui rend leur interprétation difficile.

Callibrachion. — Ce Reptile, découvert dans le Permien d'Autun, a été décrit par MM. Boule et Glangeaud (1). C'est la première fois que l'on a pu mettre en évidence, avec autant de netteté, des affinités lacertiliennes dans une forme aussi ancienne.

Parmi les caractères qui rapprochent *Callibrachion* de *Tangasaurus*, on peut surtout citer la conformation des pattes (la main, en particulier, est absolument identique dans les deux formes) et les grandes analogies de l'ilion. A côté de ces ressemblances, nous pouvons noter quelques différences. Les vertèbres de *Callibrachion* présentent une procélie bien marquée et les premières vertèbres cervicales sont opisthocèles. L'humérus a une extrémité distale beaucoup plus élargie. Mais, par l'ensemble de leur morphologie, les deux genres sont assez rapprochés l'un de l'autre.

Pleurosaurus. — Ce genre, découvert dans le Jurassique supérieur de Dating et de Solenhofen en Bavière, de Cerin dans le département de l'Ain, a sa position systématique encore assez mal établie.

Décrit d'abord par Jourdan sous le nom de *Saurophidium*, puis par H. von Meyer qui le nomma *Pleurosaurus*, il fut placé, par Lortet (2), dans le groupe des Rhynchocéphales. Boulenger (3), et plus récemment Watson (4), le rapprochèrent au contraire des Lézards. L'examen du magnifique exemplaire du Musée de Lyon m'a convaincu de l'exactitude de cette dernière interprétation.

Le crâne de *Pleurosaurus* n'est vu que par la face supérieure et par la face latérale, alors qu'on ne connaît que la voûte palatine de *Tangasaurus*.

Les vertèbres des deux genres présentent une grande ressemblance, dans leurs corps et dans leurs apophyses. Les côtes montrent un commencement de dichocéphalie et ont un même mode d'insertion sur la vertèbre.

Les membres de *Pleurosaurus*, quoique fortement modifiés par la vie aquatique, sont très voisins de ceux de *Tangasaurus*. La main, en particulier, est bâtie sur le même plan dans les deux genres. Le carpe de la forme jurassique est assurément plus

(1) M. BOULE et PH. GLANGEAUD, Le *Callibrachion Gaudryi* du Permien d'Autun (*Bull. Soc. Sc. nat. d'Autun*, 1893).

(2) L. LORTET, Les Reptiles fossiles du Bassin du Rhône (*Arch. Mus. Hist. nat. de Lyon*, V, 1892).

(3) G.-A. BOULENGER, Sur le genre *Saphosaurus*. Rhynchocéphalien du Kimméridgien de Cerin (*C. R. Acad. Sc.*, 1917).

(4) D.-M.-S. WATSON, *Pleurosaurus* and the homologies of the temporal region of Lizard's skull (*Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, XIV 1914).

simple que celui de la forme permienne, mais on passe de l'un à l'autre par une diminution du nombre des éléments et non par une modification de la structure. La formule des phalanges est la même dans les deux genres, avec de fortes griffes terminales.

Au membre postérieur et au bassin, les analogies ne sont pas moindres. L'ilion est semblable dans les deux formes. Le plancher pelvien de *Pleurosaurus* présente bien une cavité pubo-ischiatique absente chez *Tangasaurus*, mais c'est là un caractère différentiel qui, comme je le montrerai plus loin, n'a aucune importance. Le fémur présente dans les deux genres le même trochanter haut et saillant.

De même que le carpe, le tarse de *Pleurosaurus* est exactement bâti sur le même plan que celui de *Tangasaurus*. Il suffit simplement d'imaginer la disparition du tibial et des trois premiers tarsiens dans la forme permienne pour avoir la structure présentée par le type jurassique. Les trois os restant chez *Pleurosaurus* ont même forme que les éléments correspondants de *Tangasaurus* : identité de l'astragale, du calcaneum et du quatrième os tarsien.

Le pied est analogue dans les deux genres. Le cinquième métatarsien de *Pleurosaurus* est intermédiaire entre celui de *Tangasaurus* et celui des Lézards actuels.

Il y a donc étroite ressemblance entre *Tangasaurus* et *Pleurosaurus*, et l'on peut conclure à une liaison génétique des deux formes. Les différences sont celles que l'on peut s'attendre à rencontrer entre deux genres dont l'un a atteint un stade d'évolution plus avancée que l'autre.

Saurosternon. — Cette forme a d'abord été décrite par Huxley (1) qui la rapprocha des Lacertiliens. Tout récemment, Nopcsa (2) en a repris l'étude et considère *Saurosternon* comme un genre de l'ordre des *Aræoscelia* qui représentent pour lui les précurseurs des Lacertiliens actuels.

Autant que l'on puisse en juger par les figures publiées par Huxley, *Saurosternon* présente avec *Tangasaurus* d'étroites ressemblances, particulièrement dans la forme des clavicules et de la ceinture pectorale, la présence d'un sternum, l'élargissement distal de l'humérus, la structure de la main, enfin la forme de l'ilion et du membre postérieur.

La figure de Huxley semble bien montrer, et Nopcsa l'indique aussi, la présence d'un foramen pubo-ischiatique. S'il existe réellement, ce serait la seule différence bien nette entre *Tangasaurus* et *Saurosternon*. Mais ce que nous savons de l'allègement progressif des os au cours de l'histoire d'un certain nombre de groupes de Reptiles, nous permet de considérer seulement ce caractère comme un stade d'évolution plus avancée et ne nous empêche par suite nullement de rapprocher *Tangasaurus* de *Saurosternon*.

Mesosaurus. — *Mesosaurus* est une forme adaptée à la vie aquatique, qui ressemble

(1) T.-H. HUXLEY, On *Saurosternon Bainii* (*Geol. Mag.*, XLVII, 1868, p. 201-205).

(2) F. NOPCSA, On the systematic position of *Saurosternon* and *Tangasaurus* (*South Afric. Journ. o Sc.*, vol. XXI, 1924, p. 206-207).

à *Tangasaurus* par les caractères suivants : 1° même structure générale de la voûte palatine; 2° os coracoïdien unique; 3° plancher pelvien aplati, avec pubis présentant un foramen obturateur; 4° queue très allongée; 5° parasternum.

Les principales différences résident : 1° dans la longueur du cou; 2° dans la réduction du basisphénoïde et du parasphénoïde; 3° dans l'absence d'intercentres chez *Mesosaurus*; 4° dans la différence de forme de l'humérus; 5° dans la dichocéphalie des côtes chez *Tangasaurus*; 6° dans la présence de quatre os tarsiens chez *Tangasaurus* alors que *Mesosaurus* en a cinq.

Ces différences ne sont pas assez grandes pour créer entre les deux genres une coupure zoologique importante, et il est bien évident, comme l'a fait remarquer depuis longtemps Williston, que les Mésosauriens et les Sauriens sont deux groupes très voisins.

Hovasaurus. — Le genre *Hovasaurus* confirme encore cette analogie. Les différences qu'ils présentent avec *Tangasaurus* dans la structure des membres sont surtout le fait d'une adaptation plus marquée à la vie aquatique. Ils s'en éloignent cependant par la forme de l'humérus et des coracoïdes qui sont typiquement mésosauriens. En tout cas, l'ensemble de son organisme justifie, comme dans le cas de *Mesosaurus*, le rapprochement des Mésosauriens et des Sauriens.

Euparkeria. — Haughton (1) a suggéré un rapprochement entre ce genre de l'Afrique australe, que l'on place actuellement dans l'ordre des Thécodontes, et *Tangasaurus*. Un des principaux caractères qui aurait pu appuyer cette hypothèse était la jonction des ptérygoïdiens sur la ligne médiane, autrement dit l'absence de vide interptérygoïdien. Cet argument, que l'on peut tirer de la description d'Haughton, ne correspond pas à la réalité; comme nous l'avons montré plus haut, les ptérygoïdiens, chez *Tangasaurus*, ne se soudent point sur la ligne médiane, mais laissent entre eux un large vide dans lequel s'allonge le parasphénoïde. La forme générale des membres n'est d'ailleurs pas la même dans les deux genres, et nous ne poursuivrons pas plus loin cette comparaison.

Haughton a également rapproché *Tangasaurus* de *Youngina*, mais malheureusement, le crâne, qui serait la région la plus intéressante à comparer, est représenté chez *Youngina* par la face latérale seule, par la voûte palatine chez *Tangasaurus*. Les coracoïdes ont une forme différente et la présence d'un sternum n'est pas suffisante pour rapprocher étroitement ces deux genres.

Palæohatteria. — Ce genre a été longtemps considéré comme un Rhynchocéphale se plaçant sur la ligne ancestrale directe de *Sphenodon*. Une telle interprétation était basée sur la prétendue existence de deux fosses temporales chez *Palæohatteria*, simple hypothèse qu'un examen des pièces fait sans idées préconçues ne devait pas tarder à renverser.

Les découvertes paléontologiques de ces dernières années ont montré d'ailleurs combien il était difficile de considérer *Sphenodon* comme un type ancestral et com-

(1) S.-H. HAUGHTON, ouvr. cité

bien sa morphologie se prêtait mal à l'interprétation des Reptiles paléozoïques. D'autre part, l'examen des exemplaires types de *Palæohatteria*, entrepris par Williston, a conduit ce paléontologiste à une reconstitution toute différente de celle proposée par Credner et divers auteurs. La forme générale du crâne est très différente de celle indiquée par Jækel, et il n'y a qu'une seule fosse temporale. Les figures données par Credner du scapulum et du coracoïde sont inexactes : la ceinture pectorale se rapproche en effet beaucoup plus de celles de *Varanoops* et d'*Ophiacodon* que de la ceinture d'aucun autre Reptile. Les côtes sont holocéphales comme chez *Ophiacodon* et l'humérus présente seulement un foramen entépicondylien.

Tous ces caractères anatomiques conduisent Williston à placer *Palæohatteria* dans le groupe des Pélycosauriens, dont il constituerait une famille, celle des *Palæohatteridæ*, voisine des *Poliosauridæ* et des *Sphenacodontidæ*. Cette conception est la plus vraisemblable. Je ferai remarquer cependant que la voûte palatine (basisphénoïde et parasphénoïde) présente une grande analogie avec celle de *Tangasaurus* ; de plus, l'interprétation de la ceinture pectorale donnée par Williston est très hypothétique : rien ne prouve l'existence, chez *Palæohatteria*, d'un second élément coracoïdien cartilagineux, caractère qui en ferait en effet un Pélycosaurien. C'est pourquoi, s'il est naturel, étant donnés les documents que nous possédons actuellement, de placer *Palæohatteria* dans ce dernier groupe, il est possible que la découverte de pièces plus complètes permette de le rapprocher de *Tangasaurus*.

Conclusion. — Les comparaisons que je viens de faire mettent en évidence un certain nombre de caractères communs à *Tangasaurus*, *Aræoscelis*, *Kadaliosaurus*, *Broomia*, *Saurosternon*, *Pleurosaurus*, etc. Les plus importants sont les suivants :

1. Analogies de la voûte palatine et de la région temporale, autant qu'on puisse les connaître dans ces formes anciennes et mal conservées ;
2. Même structure de la ceinture scapulaire ;
3. Humérus robuste et élargi distalement ;
4. Main lacertilienne ;
5. Ilion, et, d'une façon plus générale, région sacrée identique ;
6. Fémur sigmoïdal, à peu près de la longueur de la jambe ;
7. Même structure du pied.

Nous pouvons donc réunir ces formes en un même groupe, en y adjoignant certains genres moins bien connus comme *Protorosaurus* et *Calibrachion* qui, ce dernier surtout, s'en rapprochent plus que de tous les autres Reptiles.

On pourrait appliquer à cet ensemble le nom de *Protorosauria* proposé par Seeley dans un sens un peu différent ; mais *Protorosaurus* est mal connu et nous ne sommes pas sûrs qu'il entre dans ce groupe. Je préfère adopter le terme d'*Aræoscelia* déjà employé par Nopcsa, et qui paraît avoir été indiqué pour la première fois par Gregory (1). Quelle est la valeur de ce groupement, et quelle place faut-il lui

(1) W.-K. GREGORY, Studies in comparative myology and osteology. IV. A review of the evolution of the lacrymal bone (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, XLII, 1920, p. 130).

accorder dans la classification des Reptiles? Pour répondre à cette question, il faut le comparer aux formes actuelles les plus voisines, c'est-à-dire aux Lépidosauriens.

Aræoscéliens et Lépidosauriens. — Crâne. — La voûte palatine de *Tangasaurus* est une voûte palatine de Lézards. Le basisphénoïde très large ressemble à celui des Lacertiliens; le long parasphénoïde et le vide interptérygoïdien également. Le mode d'articulation du basisphénoïde avec le ptérygoïdien rappelle, tout à fait celui du

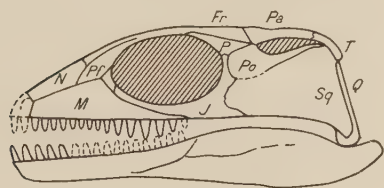


Fig. 25. — Crâne d'*Aræoscelis gracilis*. Face latérale, d'après Williston. — Grandeur naturelle.

Fr, Frontal. — J, jugal. — M, maxillaire. — N, nasal. — P, post-frontal. — Pa, pariétal. — Pf, préfrontal. — Po, post-orbitaire. — Q, carré. — Sq, squamosal (quadrato-jugal). — T, tabulaire (squamosal).

Varan ou de l'Iguane par exemple. Nous avons vu que *Tangasaurus* présentait des dents sur les ptérygoïdiens; les dents ptérygoïdiennes se rencontrent, parmi les Lézards actuels, dans un grand nombre d'Iguanidés, de Scincidés, de Gerrhosauridés, dans les Glyptosauridés de l'Éocène, les Platynotes du Crétacé, etc.

Cette identité des parties osseuses de la voûte palatine est très importante, car on sait, surtout depuis les travaux de Göppert (1), combien, dans cette région, la similitude des pièces osseuses entraîne la similitude des organes mous, et en particulier de la langue, dont la forme est modifiée afin

de pouvoir fermer les ouvertures naso-pharyngiennes pendant la respiration.

Sur les analogies de la région temporale et de la surface supérieure du crâne entre Aræoscéliens et Lépidosauriens, *Tangasaurus* ne nous apporte aucun renseignement. Par contre, si nous examinons d'autres Aræoscéliens, *Aræoscelis* (fig. 25) et *Pleu-*

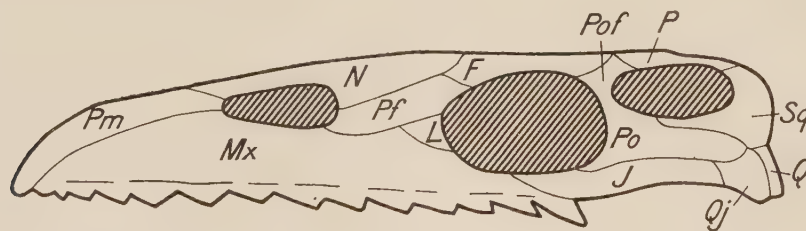


Fig. 26. — Crâne de *Pleurosaurus Goldfussi*. Face latérale; d'après Watson. — Grandeur naturelle.

F, Frontal. — J, jugal. — L, lacrymal. — Mx, maxillaire. — N, nasal. — P, pariétal. — Pf, préfrontal. — Pm, prémaxillaire. — Po, post-orbitaire. — Pof, post-frontal. — Q, carré. — Qj, quadrato-jugal. — Sq, squamosal.

rosaurus (fig. 26) par exemple, nous trouvons une région temporale formée de deux os dont les homologues avec les os de la même région dans les autres groupes de Reptiles sont tout à fait discutables, mais qui, incontestablement, sont les homologues des deux éléments de la région temporale des Lézards actuels. Ils sont seulement plus larges, et, par suite, maintiennent le carré immobile. Comme nous le

(1) GÖPPERT, Die Bedeutung der Zunge für den sekundären Gaumen und der Ductus nasopharyngeus. Beobachtungen an Reptilien und Vögeln (*Morph. Jahrb.*, XXXI, 1903, p. 311-357).

verrons plus loin, c'est par l'amincissement progressif de ces os, en particulier de l'externe, qu'a dû apparaître la streptostylie.

Williston signale chez *Aræoscelis* un post-frontal et un post-orbitaire distincts ; il en est de même chez *Pleurosaurus*. Dans les Lézards actuels, ces deux éléments sont souvent fusionnés ; on les trouve distincts chez de nombreux Iguanidés, chez les Xantusiidés, les Scincidés, les Lacertidés, etc. Dans toutes ces formes (sauf peut-être chez le genre *Mabuia*), le post-frontal est exclu de la fosse temporale ; il en est de même chez *Aræoscelis* et *Pleurosaurus*. Le lacrymal apparaît, dans *Aræoscelis*, comme un petit os situé entre le préfrontal et le jugal ; c'est la position qu'il occupe dans des formes très anciennes (Cotylosauriens et Stégocéphaliens), et cette structure se retrouve chez quelques Lézards actuels (Téjidés et certains Iguanidés).

Les dents des Lézards actuels sont généralement pleurodentes. Celles de *Tangasaurus* sont thécodentes ; de même celles d'*Aræoscelis*. Il n'y a pas opposition absolue entre ces deux structures. La première, au contraire, peut très bien dériver de la seconde par la perte de la muraille qui s'étend sur le côté lingual du maxillaire et du coronoïde. D'ailleurs les dents des Mosasaures sont thécodentes.

Squelette post-cranial. — Les ressemblances entre le squelette post-cranial des Aræoscéliens et Lépidosauriens ne sont pas moindres. Les vertèbres amphicèles de *Tangasaurus* peuvent être rapprochées de celles des Geckos, et les intercentres des Aræoscéliens se rencontrent dans les régions cervicale et caudale de certains Lézards et dans toute la colonne des Geckos.

Les côtes de *Tangasaurus* montrent, dans la région dorsale, un commencement de dichocéphalie. Celles des Lézards, au contraire, sont à une seule tête. Mais, dans *Tangasaurus*, le capitule et le tubercule sont à peine séparés par une légère échancrure ; le capitule s'articule, condition qui ne se rencontre jamais dans les Reptiles contemporains, à la partie antéro-supérieure du centrum, et le tubercule à une courte diapophyse placée immédiatement en arrière de la zygapophyse antérieure. Dans la région lombaire, cette diapophyse disparaît : la côte devient holocéphale, comme chez les Lézards actuels. On peut donc déduire la condition présentée par les Lézards de celle de *Tangasaurus*, par perte de la diapophyse donnant attache au tubercule de la côte. Il semble bien, d'ailleurs, que dans quelques Lacertiliens actuels il existe une légère dichocéphalie.

La ceinture pectorale de *Tangasaurus* est à peu près identique à celle des Lépidosauriens. La seule différence, et de bien peu d'importance, est l'absence de fenestration dans le coracoïde de *Tangasaurus*.

Les analogies du sternum sont non moins curieuses. Bogoljubsky a décrit, dans les embryons de Lézards, deux petites plaques cartilagineuses apparaissant indépendamment des côtes, puis se soudant sur la ligne médiane ventrale pour former le sternum. Cette description peut s'appliquer, mot pour mot, au développement du sternum de *Tangasaurus*.

A la ceinture pelvienne, l'ilion est identique à celui des Lacertiliens. Il a même

morphologie, mêmes relations avec la région sacrée, même prolongement préacétabulaire, etc. ; la musculature devait être semblable dans les deux groupes. Rien, dans le plancher pelvien, ne peut s'opposer à un rapprochement avec les Lézards : l'apophyse pectinée du pubis, son foramen obturateur sont tout à fait lacertiliens, et l'on assiste, de *Tangasaurus* à *Pleurosaurus*, à la formation de la cavité pubo-ischiatique si développée dans les formes actuelles.

Le foramen ectépicondylien de *Tangasaurus* rappelle beaucoup celui des Lézards, l'extrémité distale élargie de l'humérus peut être rapprochée de celle du Varan. La main est extraordinairement lacertilienne ; il y a d'ailleurs longtemps que MM. Boule et Glangeaud avaient noté cette ressemblance dans le genre *Callibrachion*.

Il est impossible de distinguer le fémur de *Tangasaurus* de celui du Varan par exemple ; le tarse ressemble à celui d'un Lézard actuel quelconque, seulement le tibial n'a pas encore disparu. Il faut noter cependant que le cinquième métatarsien de *Tangasaurus* ne présente pas cette divarication de l'extrémité proximale sur laquelle Goodrich s'est basé pour établir une classification générale des Reptiles ; mais il semble que le zoologiste anglais ait exagéré démesurément l'importance de ce caractère. Il le donne d'ailleurs comme corrélatif de l'articulation intertarsienne des Sauropsidés, ce qui est évidemment une erreur, puisque cette articulation existe déjà chez *Tangasaurus* qui ne possède pas de cinquième métatarsien à tête élargie.

Enfin, l'allure générale des Aræoscéliens est tout à fait lacertilienne.

Le sous-ordre des Aræoscéliens. — Les relations génétiques entre Aræoscéliens et Lépidosauriens sont maintenant établies sur un nombre de faits anatomiques assez grand pour être indiscutables. Nous pouvons préciser.

Nous avons établi plus haut que *Tangasaurus* se place sur une même ligne que *Pleurosaurus* ; nous allons montrer maintenant que les formes de cette ligne présentent certains caractères spéciaux qui ne permettent pas de les considérer comme les types ancestraux des Lézards actuels. Par exemple, il est à peu près impossible de faire dériver la streptostylie d'un crâne analogue à celui de *Pleurosaurus*. Il faudrait, en effet, qu'au fur et à mesure de l'amincissement de l'arcade temporale, il y eût un déplacement du quadrato-jugal l'amenant à la partie supérieure, ce qui aurait pour résultat de libérer le carré. Nous aurions ainsi, pour les Lézards, une région temporale formée extérieurement par le quadrato-jugal, intérieurement par le squamosal.

Cette migration des éléments osseux est bien difficile à concevoir, et, d'autre part, le quadrato-jugal, tel qu'il se présente chez *Pleurosaurus*, est tout à fait différent de l'os externe de la région temporale des Lézards. Enfin il y a, à cette dérivation directe des Lézards de formes telles que *Pleurosaurus*, une difficulté ou plutôt une impossibilité stratigraphique. *Pleurosaurus* est du Jurassique supérieur et déjà nous connaissons, à cette période, de véritables Lézards, tels qu'*Ardeosaurus* et *Euposaurus*, qui peuvent être placés dans les familles actuelles.

Par contre, on passe très facilement du crâne d'*Aræoscelis* au crâne des Lézards actuels. Le simple amincissement de l'os appelé squamosal par Williston et par Broom conduit directement aux types actuels. Cet amincissement peut d'ailleurs être considéré comme une règle générale quand on passe des Aræoscéliens aux Lépidosauriens : on le constate dans le bassin, où le pubis, primitivement aplati et arrondi, devient tout à fait filiforme chez *Uromastyx*, dans la ceinture pectorale où à un coracoïde plein se substitue un coracoïde fenestré, etc.

Ainsi, nous pouvons établir dans les Aræoscéliens deux groupements correspondant, au point de vue phylétique, à deux notions différentes. Dans l'un, nous avons, pour reprendre un terme déjà employé pour les Créodontes, des « formes inadaptatives » qui, représentées au Permien par *Tangasaurus*, s'éteignent au Jurassique supérieur avec *Pleurosaurus*; dans l'autre, des « formes adaptatives » représentées au Permien par *Aræoscelis* et desquelles dérivent les Lézards actuels.

Classification des Sauriens. — Je suivrai, dans ses grandes lignes, la classification de Nopcsa (1) pour l'arrangement des formes paléozoïques et jurassiques. Mais je ferai remarquer qu'un des principaux caractères invoqués par ce paléontologiste, la formation d'une cavité pubo-ischiatique, ne peut être conservé. En effet, contrairement à ce qu'indique la figure donnée par Houghton, *Tangasaurus* a un plancher pelvien non perforé. D'autre part, cet allègement des os par ouverture d'une cavité est un phénomène très général chez les Sauriens et se produisant sans la moindre régularité. Nous pouvons résumer dans le tableau suivant la longue discussion dont *Tangasaurus* et les genres voisins ont été l'objet :

Formes caractérisées par une seule arcade temporale, un large vide interptérygoïdien avec long parasphénoïde, un seul élément coracoïdien, des membres bien développés.

I. — Arcade temporale très large : Sous-ordre des *Aræoscelia*.

Les formes que j'ai appelées « adaptatives » : *Aræoscelis*, *Kadaliosaurus*, peuvent être rangées dans la famille des *Aræoscelinæ*.

Les formes « inadaptatives » : *Broomia*, *Saurosternon*, *Tangasaurus*, dans la famille des *Tangasaurinæ*, *Pleurosaurus* dans la famille des *Pleurosaurinæ*.

II. — Arcade temporale étroite, filiforme ou absente : Sous-ordre des *Lepidosauria*.

Ce sont les Lézards actuels, tertiaires et secondaires, les Mosasauriens, les Dolichosauriens, etc.

L'ORDRE DES SAURIENS DANS LA CLASSE DES REPTILES.

Nous avons déterminé génériquement et spécifiquement les formes qui faisaient l'objet de cette étude ; nous avons marqué leurs affinités avec des types du même

(1) F. NOPCSA, On the systematic position of *Saurosternon* and *Tangasaurus* (*South Afric. Journ. Sc.*, XXI, 1924, p. 206-207).

âge et nous avons pu les rapprocher de genres encore vivants. Ce dernier résultat nous oblige à aller plus loin. Les types vivants, si nettement détachés, ont-ils toujours eu le même éloignement, ou, au contraire, assiste-t-on, quand on remonte dans les périodes géologiques, à « l'évanouissement » des ordres, et voit-on que des groupes, actuellement distincts, ont été d'abord confondus dans l'homogène et le synthétique ?

On a essayé souvent de répondre à une pareille question par l'Embryologie ou l'Anatomie comparée. Sans nier toute la science, l'ingéniosité, le talent dépensés dans de telles recherches, il faut bien reconnaître que les résultats obtenus n'ont pas été à la hauteur des efforts fournis. Et il ne pouvait en être autrement, car, dans les essais de ce genre, seuls les arguments paléontologiques, c'est-à-dire les arguments de faits, peuvent compter. C'est là ce qui nous engage à chercher comment nos formes paléozoïques peuvent traduire les affinités des Sauriens avec les divers ordres de Reptiles.

La partie descriptive de ce travail nous indique dans quel cadre nos comparaisons doivent être faites. Nous avons trouvé quelques traits de ressemblance entre *Palæohatteria* et *Tangasaurus* ; nous aurons donc à comparer les Anomodontes aux Sauriens. La région temporale d'*Aræoscelis* présente des analogies avec celle des Cotylosauriens ; nous aurons à examiner leur valeur. Le crâne et la ceinture des Ichthyosauriens et des Mésosauriens montrent des particularités que l'on rencontre chez les Sauriens ; il sera intéressant de mesurer l'importance de cette ressemblance. Enfin nous examinerons la question si controversée des affinités entre Lézards et Rhynchocéphales.

Les Cotylosauriens et les Sauriens. — Le nom de Cotylosauriens a été employé pour la première fois, en 1880, par Cope (1) qui l'appliquait à certains genres permians : *Empedias*, *Diadectes*, *Chilonyx*, etc., placés aujourd'hui dans la famille des Diadectidés. Avec le développement de nos connaissances sur les Reptiles paléozoïques, le terme de Cotylosauriens a pris un sens différant légèrement de son acception première.

Watson (2) range dans cet ordre les formes dont le crâne a une voûte post-orbitaire imperforée et un plancher pelvien en forme de plaque ; définition un peu vague, puisque, non seulement les Amphibiens, mais bon nombre de Reptiles permians, qui par le reste de leur organisation s'éloignent des Cotylosauriens, ont un crâne imperforé et une plaque pelvienne continue. Williston (3) en a donné une longue définition qui est presque une description, et de laquelle on peut tirer les caractéristiques suivantes : cou très court ou absent, crâne comprenant à peu près

(1) E. COPE, The skull of *Empedocles* (*Amer. Nat.*, vol. XIV, 1880, p. 304).

(2) D.-M.-S. WATSON, A sketch classification of the Pre-Jurassic Tetrapod Vertebrata (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1917).

(3) S.-W. WILLISTON, American Permian Vertebrates, Chicago, 1911, p. 15.

tous les os des Stégocéphales, notochorde persistante, une ou deux vertèbres sacrées, des intercentres le long de la colonne, les côtes généralement à deux têtes, un cleithrum vestigial ou absent, cinq os carpiens et cinq os tarsiens.

Récemment, Boulenger (1) a insisté sur la situation infracervicale de la ceinture thoracique ainsi que sur divers caractères de la ceinture pelvienne, en particulier sur l'attachement préacétabulaire de l'ilion avec la région sacrée. Pour lui, les Cotylosauriens sont des Reptiles reliant les Amphibiens aux Mammifères. Par des voies un peu différentes, Watson (2) arrive à des conclusions semblables et considère que le genre *Seymouria* réalise la transition si longtemps cherchée entre Amphibiens et Reptiles.

Quand on examine sans idée préconçue et en tenant compte des seules dispositions anatomiques l'ordre des Cotylosauriens, on ne peut se défendre de l'idée que ce groupe renferme des formes différentes et même dissemblables. Si la nature reptilienne de certains genres, comme *Labidosaurus*, *Procolophon*, etc., ne fait aucun doute, il est non moins évident que des formes comme *Seymouria* appartiennent à la classe des Amphibiens. *Seymouria* est un Amphibien par le détail du crâne, par la morphologie des ceintures, par l'allure générale. Enfin il est amphibien par l'absence de cou. Cette particularité a été signalée par divers auteurs, Williston par exemple, qui n'en a pas compris l'importance. Le développement du cou constitue un changement considérable dans l'architecture des Vertébrés, et la formation de la courbure nuchale modifie complètement les rapports des grands appareils : digestif, respiratoire, circulatoire, hépatique. C'est donc là un caractère fondamental, puisqu'il règle toute l'organisation; il nous permet d'exclure des Reptiles le genre *Seymouria* qui est un Amphibien spécialisé.

L'ordre des Cotylosauriens, ainsi réduits aux Diadectidés, Captorhinidés et Procolophonidés, n'est peut-être pas homogène. Nous allons néanmoins le comparer à l'ordre des Sauriens, tel que nous l'avons défini plus haut.

C'est surtout avec les Captorhinidés que l'on peut mettre en évidence des ressemblances. Dans la région temporale de *Captorhinus* (et aussi de *Pantylus*, *Diadectes*, etc.), on retrouve, avec les mêmes connexions et la même forme, l'os nommé tabulaire chez *Aræoscelis* par Williston. Le crâne des Cotylosauriens est évidemment dépourvu d'ouvertures temporales, mais, pour certains auteurs, c'est là un caractère primitif à partir duquel on peut déduire les autres types craniens par la simple action des muscles éleveurs et abaisseurs de la mandibule.

Le palais des Captorhinidés est très voisin de celui de *Tangasaurus*, *Broomia*, *Bolosaurus* (considéré d'abord comme un Cotylosaurien et qui est probablement identique à *Aræoscelis*). On trouve en effet partout la même disposition des dents,

(1) G.-A. BOULENGER, Considérations sur les Reptiles permo-triasiques de l'ordre des Cotylosauriens (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. CLXV, 1917, p. 455-459).

(2) D.-M.-S. WATSON, On *Seymouria*, the most primitive known Reptile (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1918, p. 267-301).

un long parasphénoïde, même forme des ptérygoïdiens, même vide interptérygoïdien.

Les autres caractères communs aux deux ordres : vertèbres amphicèles, notochorde persistante, intercentres, foramen entépicondylien, etc., se retrouvent dans de nombreux groupes paléozoïques n'ayant certainement entre eux que de lointaines affinités ; il ne peut donc en être tenu compte dans la détermination des rapports zoologiques. Mais pour préciser les relations des Sauriens et des Captorhinidés, il serait nécessaire d'avoir une connaissance plus précise du bassin de ces derniers.

Gadow a fait remarquer, il y a déjà longtemps, que la ceinture pelvienne des Reptiles se présente sous deux types différents. Dans le premier, l'articulation ilio-sacrée est post-acétabulaire ; dans le second, elle est préacétabulaire. Au premier mode appartiennent les Sauriens, au second les Paréiasauriens, les Procolophoniens, etc., c'est-à-dire des groupes rangés dans les Cotylosauriens. Si les Captorhinidés ont un bassin semblable à celui des autres Cotylosauriens, autrement dit s'ils font réellement partie de ce groupe, nous ne pouvons plus établir entre eux et les Sauriens le moindre lien de parenté. Car, comme nous le verrons plus loin, cette disposition du bassin est en rapport avec le cloisonnement du sinus urogénital et la limite postérieure du cœlome ; elle a donc beaucoup plus d'importance que les analogies de forme que les différents pièces osseuses peuvent présenter entre elles. De nouvelles découvertes paléontologiques sont nécessaires pour que l'on puisse se prononcer sur la question des affinités entre les Cotylosauriens (et plus particulièrement les Captorhinidés) et les Sauriens. En tout cas, par suite des différences de structure dans la position du bassin, ces derniers ne peuvent avoir aucun lien de parenté avec les Paréiasauriens et les Procolophoniens.

Sauriens et Anomodontes. — L'ordre des Anomodontes, comme l'ordre des Cotylosauriens, est hétérogène. Il comprend deux groupes de formes :

1^o Les Dicynodontes, Thérocéphales, etc., qui ont un bassin semblable à celui des Paréiasauriens. Nous ne les comparerons donc pas aux Sauriens ;

2^o Les Pélycosauriens, qui par la structure de la ceinture pectorale s'éloignent des Sauriens et s'en rapprochent par la forme des vertèbres et du bassin.

Mais il faut remarquer que ces ressemblances sont communes à un grand nombre d'autres Reptiles paléozoïques, très éloignés par l'ensemble de leur organisation ; aussi est-il difficile et peu sûr de s'appuyer sur elles pour conclure à une liaison génétique des deux ordres.

Le genre *Ophiacodon* présente cependant, ainsi que l'a montré Nopcsa (1), d'étroites ressemblances avec les Aræoscéliens. Il est évident que ce genre est beaucoup plus voisin de *Tangasaurus* que des Dicynodontes, Thérocéphales, etc. Nous avons là une nouvelle preuve du caractère artificiel de nos classifications des

(1) F. NOPCSA, *Askeptosaurus*, ein neues Reptil der Trias von Besano (*Centralblatt f. Min. Geol. u. Pal.*, n^o 8, 1925, p. 265-267).

Reptiles paléozoïques, établies trop souvent sans qu'il soit tenu compte de la vraie valeur des caractères.

Ichthyosauriens et Sauriens. — La découverte de crânes bien conservés d'Ichthyosaures a conduit les auteurs qui se sont récemment occupés de ce groupe à le rapprocher, comme l'avait déjà fait Cuvier, des Sauriens. Cependant les comparaisons entre Sauriens et Ichthyosauriens sont rendues difficiles du fait de l'extrême spécialisation de ces derniers. Les Ichthyosaures, dont toute l'évolution tend vers une adaptation de plus en plus profonde à la vie aquatique, se présentent, en effet, dès qu'ils sont connus, c'est-à-dire vers le milieu du Trias, avec tous les caractères de cette adaptation.

Leur fosse temporale unique est bordée par les mêmes os que la fosse temporale d'*Aræoscelis* et de *Pleurosaurus*. Certains genres, *Cymbospondylus* par exemple, possèdent un os supplémentaire que l'on considère parfois comme le souvenir d'une structure amphibienne.

Dans la voûte palatine, les ressemblances entre les Ichthyosauriens et *Tangasaurus* sont non moins étroites : vide interptérygoïdien, large basisphénoïde et long parasphénoïde. Enfin, la ceinture pectorale (la ceinture pelvienne d'*Ichthyosaurus* est rudimentaire) est à peu près la même dans les deux groupes ; mais chez les Ichthyosaures le sternum est absent ou cartilagineux.

On peut signaler quelques différences : dans *Aræoscelis*, le jugal borde inférieurement l'orbite ; dans *Ichthyosaurus* il en est exclu. Le post-orbitaire au contraire, qui borde l'orbite dans *Ichthyosaurus*, en est exclu dans *Aræoscelis*.

Nous ne pouvons étendre nos comparaisons au reste de l'organisation des Ichthyosauriens. La colonne vertébrale et les membres sont complètement modifiés par la vie aquatique, l'ensemble constituant ce monstre anatomique si heureusement défini par Cuvier, « un museau de Dauphin, des dents de Crocodile, une tête et un sternum de Léopard, des pattes de Cétacé, des vertèbres de Poisson ». Mais l'adaptation d'une part, les différences signalées d'autre part n'arrivent pas à masquer les analogies réelles des deux ordres, sans que l'on puisse cependant leur trouver une souche commune (1).

Sauriens et Rhynchocéphaliens. — Parmi les questions qui ont trait aux rapports des divers ordres de Reptiles entre eux, celle des affinités entre Sauriens et Rhynchocéphaliens est assurément une des plus obscures. Nous possédons maintenant une idée assez nette des formes qui, géologiquement et zoologiquement, ont précédé les Léopards ; en adjoignant à ces données nouvelles les apports de la morphologie des types actuels, nous allons essayer de montrer comment on peut comprendre le problème des affinités de ces deux ordres entre eux.

(1) Williston traduit cette affinité des deux ordres en les plaçant dans une même sous-classe, celle des Parapsidés, qui comprend aussi les Mésosauriens.

Considérons d'abord le crâne. *Sphenodon* possède deux fosses temporales : une fosse supérieure bordée par quatre os que l'on s'accorde à désigner sous les noms de post-orbitaire, post-frontal, squamosal et pariétal ; une fosse inférieure circonscrite par le post-orbitaire, le jugal et le squamosal. Un quatrième os, le quadrato-jugal, s'accrole extérieurement à cet anneau osseux, entrant en connexion à la fois avec le squamosal et le jugal. La région temporale des Lézards est constituée sur un plan différent (fig. 27). La fosse temporale latérale se distingue de celle de *Sphenodon* par le fait que la barre osseuse qui devrait la fermer intérieurement est absente, et le carré, au lieu d'être fixé (monostylie), comme chez *Sphenodon*, au squamosal, au quadrato-jugal et au ptérygoïdien, est libre (streptostylie).

Si l'on veut maintenant homologuer les os de la région temporale dans les deux

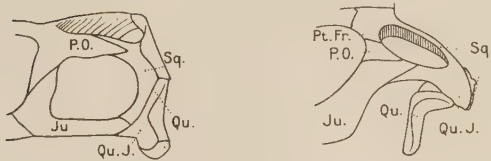


Fig. 27. — Région temporale de *Sphenodon punctatum* (à gauche) et d'*Uromastyx spinipes* (à droite). — Grandeur naturelle.

Ju, Jugal. — Po, post-orbitaire. — Pt. Fr, post-frontal. — Qu, carré. — Qu. J, quadrato-jugal. — Sq, squamosal.

ordres, on éprouve les plus grandes difficultés. Les os de cette région chez les Lézards ont été regardés par certains auteurs (Baur, Watson, etc.) comme les homologues du squamosal et du quadrato-jugal des Rhynchocéphales (1). Pour Williston (2), l'os interne correspond au tabulaire des Reptiles primitifs et l'os externe au squamosal ; enfin, d'autres paléontologistes (Broom, Houghton) considèrent l'os interne comme un tabulaire et l'os externe

comme un squamosal, le quadrato-jugal étant représenté par le ligament cartilagineux qui, dans certains Lézards actuels (*Eremias*, *Mabuia*, *Zonurus*), relie l'extrémité distale du carré à la base de l'épiptérygoïde (3).

En réalité, dès que l'on sort de groupes restreints, les homologues des os sont difficiles sinon impossibles à établir avec précision. D'ailleurs, ce qu'il nous importe avant tout de savoir, c'est le mode d'apparition de la streptostylie chez les Lézards. Si la streptostylie résulte de la disparition graduelle de la barre osseuse qui ferme la fosse latérale, les Lézards ne sont que des Rhynchocéphales un peu spécialisés ; si la streptostylie dérive au contraire de la réduction d'une large arcade osseuse fermant complètement la région temporale des Lézards primitifs, les rapports entre Rhynchocéphales et Sauriens sont beaucoup moins étroits que dans l'hypothèse précédente. Ce dernier point de vue a surtout été défendu par Watson et Williston.

Watson considère *Pleurosaurus*, du Jurassique supérieur de Cérin et de Bavière, comme un type ancestral. Sa région temporale est formée par une large barre

(1) Voir en particulier G. BAUR, On the morphology of the vertebrate skull (*Journ. Morph.*, vol. III, n° 3, 1889, p. 467-474), et D.-M.-S. WATSON, *Pleurosaurus* and the homologies of the bones in the temporal region of the lizard's skull (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, 8, sér. 14, 1914, p. 84-95).

(2) S.-W. WILLISTON, The osteology of some american permian vertebrates (*Journ. of Geol.*, 22, 1914, p. 364-403).

(3) Voir surtout R. BROOM, On the origin of lizards (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1925, p. 1-17).

osseuse résultant de la soudure du squamosal et du quadrato-jugal; le carré est fixe. Par l'amincissement progressif de cette barre osseuse, accompagné d'une migration vers la partie supérieure du crâne du quadrato-juga¹, on arrive à la streptostylie des formes actuelles. Williston part d'un type permien, *Aræoscelis*, qui présente lui aussi une région temporale formée de deux os, considérés par le paléontologiste américain comme les homologues du tabulaire et du squamosal. Il suffit, dans ce cas, d'imaginer un simple amincissement de l'os appelé squamosal pour réaliser le type lacertilien avec carré mobile.

Broom combat cette conception, et plus particulièrement la manière de voir de Watson. Se basant à la fois sur une affirmation de ce dernier, qui rapproche *Pleurosaurus* de *Saphæosaurus*, genre également du Jurassique supérieur, et sur une note de Boulenger (1) qui attribue deux fosses temporales à *Saphæosaurus*, il en conclut que *Pleurosaurus* possède également deux fosses temporales. La streptostylie des Lézards ne dérive donc pas d'une pareille forme. Il faut en chercher l'origine dans certains Rhynchocéphaliens permien, *Youngina* et *Mesosuchus* par exemple, qui donneraient naissance à des formes présentant une atrophie graduelle de l'arcade quadrato-jugale, et qui sont représentées, dans l'état actuel de nos connaissances, par le genre *Paliguana* du Trias de l'Afrique du Sud.

Cette manière de voir repose sur une erreur initiale. Il est inexact en effet d'attribuer deux fosses temporales à *Pleurosaurus*. Si, au lieu de comparer les exemplaires plus ou moins bien conservés de Londres au genre *Saphæosaurus*, pour en tirer des conclusions quant à la structure cranienne, on examine le type admirablement net du Muséum de Lyon, on voit que *Pleurosaurus* ne possède qu'une seule fosse temporale et une arcade très large formée par les deux os que Watson homologue au squamosal et au quadrato-jugal. Les affinités de *Pleurosaurus*, d'*Aræoscelis* et des Lézards étant indéniables, il n'est pas possible d'admettre que la streptostylie a pu apparaître selon la manière formulée par Broom, mais bien au contraire par la diminution de la surface de contact entre le carré d'une part, les os de la région temporale d'autre part, consécutive de l'amincissement des pièces formant cette région. Par la région temporale, les Lézards s'éloignent donc des Rhynchocéphales, et Williston a placé ces deux ordres dans deux sous-classes différentes.

Le reste de l'organisation présente, par contre, d'étroites analogies. Ces analogies se retrouvent même dans les autres parties du crâne : même forme de l'épiptérygoïde, existence chez *Sphenodon* à l'état embryonnaire, chez quelques Lézards à l'état embryonnaire et à l'état adulte, d'un *meniscus pterygoideus*, pièce cartilagineuse ou osseuse s'intercalant entre le basisphénoïde et les ptérygoïdiens.

Les vertèbres de *Sphenodon* ressemblent à celles des Aræoscéliens et à celle des Geckos ; comme dans ces dernières, la partie osseuse est d'origine endochordale.

Les ceintures pectorale et pelvienne sont identiques dans les deux groupes; l'élé-

(1) G.-A. BOULENGER, Sur le genre *Saphæosaurus*, Rhynchocéphalien du Kimméridgien de Cérim (*C. R. Acad. sc.*, t. 164, 1917).

ment coracoïdien de *Tangasaurus* est analogue à celui de *Sphenodon*, le plancher pelvien des deux genres présente d'étroites ressemblances; le carpe et le tarse des Rhynchocéphales montrent des particularités que l'on retrouve chez les Aræoscéliens. Gadow croyait que la musculature des membres était différente dans les deux ordres, mais les recherches de Perrin ont établi que la similitude était à peu près complète. Enfin, si le parasternum de *Sphenodon* diffère un peu de celui des Lézards actuels par un plus grand nombre de parasternalia, il est identique à celui de *Tangasaurus*, *Pleurosaurus*, *Kadaliosaurus*, etc.

Quels sont finalement les rapports des Sauriens et des Rhynchocéphales? D'une part nous trouvons des analogies profondes entre les membres, les vertèbres, les ceintures, d'autre part des différences dans la région temporale. Comme on considère généralement, avec Cope, von Huene, Williston, Broom, etc., la région temporale comme la moins susceptible de se transformer par adaptation, nous devrions, appliquant ici le principe de subordination des caractères, éloigner dans la classification zoologique Sauriens et Rhynchocéphales. Mais contre cette manière de faire on peut élever deux sortes d'objections.

D'abord, quelle est la valeur exacte, au point de vue morphologique et systématique, de la région temporale? Sa structure est le résultat de corrélations particulières entre les os de la voûte crânienne et les muscles abaisseurs et releveurs de la mandibule. Des groupes que l'on considère comme n'ayant entre eux que de vagues affinités, peuvent offrir une structure du crâne très semblable. Un exemple frappant en est offert par les Stégocéphales et les Anoures. On ne croit pas, et sans doute avec raison, à une parenté très proche de ces deux groupes; pourtant leur crâne est absolument construit sur le même plan et l'Anatomie comparée montre que leur myologie devait être identique. Dans ce cas on dit que la ressemblance entre Stégocéphales et Anoures est secondaire et due à une convergence. Mais s'il en est bien ainsi, on ne peut manquer d'être frappé par la plasticité du crâne.

Chez les Rongeurs hystricomorphes, on sait que le foramen infraorbitaire donne insertion à une partie du masséter. De même, la fosse antéorbitaire des Dinosauriens, des Phytosauriens, des Ptérosauriens semble avoir été reliée aux muscles de la mastication. D'une façon plus générale, on sait maintenant, d'après les travaux de Dollo (1), de Gregory (2) et Adams (3), qu'il y a étroite interdépendance entre les muscles de la mandibule et la forme des arcades temporales. Nous avons donc là un premier résultat qui diminue la valeur systématique de la région temporale.

(1) L. DOLLO, Cinquième note sur les Dinosauriens de Bernissart (*Bull. Mus. Roy. de Belg.*, III, 1884, p. 129-146).

(2) W.-K. GREGORY et ADAMS, The temporal fossæ of vertebrates in relation to the jaw muscles (*Science*, N. S., XLI, 1915, p. 755-765).

(3) ADAMS, A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates (*Ann. New York Acad. Sc.*, vol. XXVIII, 1919, p. 51-166).

Deuxième objection : peut-on établir les grandes divisions qui séparent les groupes en se basant sur un seul caractère?

S'il est théoriquement juste de dire que « les caractères doivent être pesés et non comptés », il est difficile, dans la pratique, d'effectuer une telle mesure. De plus, et cette fois à un point de vue théorique, il n'est pas tout à fait exact de croire qu'un seul caractère, même bien choisi, soit suffisant pour établir une classification.

La délimitation des principaux groupes du règne animal exige une connaissance complète des organismes, et on a pu critiquer avec raison nombre de déductions tirées un peu vite par les paléontologistes de pièces trop fragmentaires. On pourrait également critiquer certains résultats, établis sur des organismes complets, mais sans le moindre souci de méthode. En effet, examiner successivement les divers organes d'un animal, ne voir que leur nombre et leur aspect, en négligeant leur rapport de coopération et d'action, c'est additionner des caractères qui, individuellement, ont une valeur nulle. Car, de même qu'un phénomène biologique pris isolément n'a pas de sens, et, à la rigueur, n'existe pas, ainsi les organes anatomiques considérés en omettant ou en écartant l'idée de fonction sont dépourvus de signification. Et, si nous tenons compte de l'ensemble de l'organisation, nous voyons que l'ordre des Sauriens est assurément plus voisin de l'ordre des Rhynchocéphales que celui-ci de certains ordres à deux fosses temporales, par exemple les Saurischiens ou les Ornithischiens.

Or on considère toutes les formes à deux fosses temporales comme constituant une sous-classe homogène, celle des Diapsidés, alors qu'on admet depuis longtemps que les Synapsidés ne forment pas un groupe naturel. Nos recherches nous conduisent à étendre cette dernière conclusion aux Diapsidés, puisque les ordres qui en feraient partie présentent entre eux des différences égales sinon supérieures à celles qui existent entre l'un d'eux (Rhynchocéphales) et l'ordre d'une autre sous-classe (Sauriens de la sous-classe Parapsidés des auteurs) (1).

En définitive, on peut dire que la classification qui prend dans la structure de la région temporale son critérium fondamental ne correspond pas à l'état actuel de nos connaissances sur les Reptiles.

Conclusion : — L'étude que je viens d'entreprendre a porté sur deux ordres de la classe des Reptiles. J'ai été conduit, en cherchant à déterminer leurs affinités, à les comparer à la plupart des autres Reptiles. Et, suivant simplement le fil de mon sujet, j'ai rassemblé les éléments d'une esquisse de classification. J'ai eu de nombreux précurseurs en cette matière ; pour montrer ce qu'il peut y avoir de nouveau

(1) D'autres raisons conduisent à des conclusions identiques. *Ophiacodon*, qui est indiscutablement un Pélycosaurien, c'est-à-dire, dans la classification d'Osborn, un Synapsidé, présente deux fosses temporales.

dans l'essai que je vais présenter, il me faut, au préalable, résumer leurs différents systèmes (1).

Tous les efforts des paléontologistes systématiciens ont porté sur la recherche d'un groupe primitif, souche des autres Reptiles. Pendant longtemps, estimant que *Sphenodon* était une forme primitive, on vit dans les Rhynchocéphales le groupe ancestral des Reptiles. Et lorsque Credner découvrit, dans le Permien de Saxe, le genre qu'il devait nommer *Palæohatteria*, on admit que c'était un ancêtre de *Sphenodon*. Des travaux récents ont montré que cette interprétation était erronée ; néanmoins, sur elle a été édifiée et est encore parfois basée une histoire des Reptiles que l'on ne peut évidemment plus maintenir. Baur vit dans les Proganosauriens ce groupe ancestral que Broom et Osborn ont cru trouver dans les Cotylosauriens. Cette diversité des opinions montre bien les difficultés que l'on rencontre à édifier un tel système.

Reprenons l'examen des faits. Nous rencontrons au Permien tous les ordres de Reptiles que nous verrons ensuite s'éteindre au cours des périodes géologiques ou persister jusqu'à nous. Ces ordres, qu'une analyse approfondie des formes vivantes et fossiles met en évidence, peuvent-ils être groupés en sous-classes ? Divers paléontologistes l'ont pensé, en particulier Osborn, qui, se basant sur la structure de la région temporale dont Cope avait établi l'importance, divisa les Reptiles en deux sous-classes :

1° La sous-classe des Synapsidés, à une seule fosse temporale ;

2° La sous-classe des Diapsidés, à deux fosses temporales.

Les découvertes de ces vingt dernières années, dans les formations paléozoïques de l'Afrique australe et dans celles de l'Amérique du Nord, ont établi, jusqu'à l'évidence, que le groupe des Synapsidés n'était pas un groupe naturel, mais formé d'éléments hétérogènes. Aussi, dans un essai récent de classification, Williston l'a-t-il démembré en trois sous-classes :

a. La sous-classe des Synapsidés, comprenant les Théromorphes, les Thérapsidés et les Sauroptérygiens ;

b. La sous-classe des Parapsidés, formée des Sauriens et Ichthyosauriens ;

c. La sous-classe des Anapsidés, comprenant les Cotylosauriens et les Chéloniens.

Par contre, il conserve la sous-classe des Diapsidés, qui lui paraît constituer un groupe naturel (2).

Les comparaisons faites plus haut nous ont amené à conclure à l'hétérogénéité

(1) Les systèmes les plus récents de classification des Reptiles sont les suivants : S.-W. WILLISTON, The phylogeny and classification of Reptiles (*Journ. of Geol.*, 25, 1917, p. 411-421). — D.-M.-S. WATSON, A sketch classification of the prejurassic tetrapod Vertebrates (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1917, p. 167-187). — N. NOPCSA, Die Familien der Reptilien (*Fortschr. d. Geol. u. Pal.*, H. 2, 1923). — R. BROOM, On the classification of the Reptiles (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. LI, 1924, p. 39-65). — F. VON HUENE, Stammlinien der Reptilien (*Centralblatt f. Min. Geol. u. Pal.*, n° 7, 1925, p. 229-239).

(2) Broom a proposé une classification des Reptiles un peu différente de celle de Williston, mais qui s'appuie sur le même critérium. Je n'en parlerai donc pas ici, où je fais non l'historique de la classification, mais l'examen des principes taxonomiques.

de ce dernier groupe. Suffira-t-il de le démembrer, comme on a fait avec les Synapsidés, pour établir un tableau rationnel de la classification des Reptiles? Evidemment non, car un tableau ainsi présenté négligerait un fait d'une importance capitale, que des classifications récentes, postérieures à celles de Williston, par exemple les essais de Nopcsa et de Von Huene, n'ont pas mis en évidence et dont j'ai parlé sommairement plus haut : l'orientation différente de l'ilion chez certains Cotylosauriens, de celle des autres Reptiles primitifs, en particulier de *Tangasaurus*. Pour bien montrer la valeur de ce caractère, il me faut examiner sur quel critérium doit être établie la subordination des caractères systématiques.

Il est essentiel de distinguer ce que j'appellerai, d'une part, *caractères morphologiques*, d'autre part, *caractères structuraux*. Les caractères morphologiques traduisent la forme extérieure des organes, leur contour, leur aspect. Mais ces organes ne contractent pas toujours entre eux les mêmes rapports et, suivant les groupes, leur agencement constitue une architecture spéciale : ce sont là les caractères structuraux. Les classes en lesquelles on divise les Vertébrés quadrupèdes peuvent être ainsi définies par la situation des ceintures le long de la colonne vertébrale, situation en rapport avec des dispositions anatomiques et des processus physiologiques particuliers.

Chez les Amphibiens, la ceinture pectorale est située immédiatement en arrière du crâne : il n'y a pas de cou. Quant à la ceinture pelvienne, elle se place sous la cavité viscérale qui se prolonge même en arrière du plancher pelvien.

Chez les Reptiles, la ceinture pectorale enveloppe l'extrémité craniale du coelome, tandis que la ceinture pelvienne présente avec la cavité viscérale les mêmes rapports que chez les Amphibiens (1).

Chez les Mammifères, la ceinture pectorale ne contribue jamais à former aucune portion du thorax ; quant à la ceinture pelvienne, elle subit un déplacement dans le sens caudal et se porte en arrière du coelome. Une telle disposition s'explique par un accroissement interstitiel des parois somatiques qui entourent l'extrémité caudale du cloaque interne, accroissement lié lui-même au clivage du cloaque interne aboutissant à la séparation du rectum du sinus urogénital. Ostéologiquement, cette disposition se traduit par la disposition préacétabulaire de l'articulation de l'ilion au sacrum.

Or ce dernier caractère se rencontre chez les Paréiasauriens, les Procolophonien, les Cynodontes, etc., qui constituent en partie les ordres des Cotylosauriens et des Anomodontes. Ces différentes formes ne peuvent donc être considérées comme la souche des Reptiles, mais bien comme un groupe tout à fait particulier, qu'il serait rationnel d'élever au rang de classe.

Ainsi on voit s'évanouir successivement les différents aspects de cette notion de type primitif représenté successivement dans les hypothèses paléontologiques

(1) Je laisse de côté les Oiseaux, qui présentent des dispositions anatomiques très voisines de celles des Reptiles.

par les Rhynchocéphales, les Proganosauriens, les Cotylosauriens; en même temps la difficulté de grouper les Reptiles en sous-classes apparaît très grande, et de nombreuses recherches paléontologiques et anatomiques seront encore nécessaires avant d'arriver à un résultat satisfaisant.

En résumé, la classe des Reptiles, une fois débarrassée des genres qui composent les Cotylosauriens et les Thérapsidiens, est formée d'un certain nombre d'ordres, morphologiquement constitués dès que nous en trouvons les premières traces dans les couches géologiques. Il est par suite difficile, dans l'état actuel de nos connaissances, de les grouper en sous-classes et, au moins provisoirement, il est préférable d'employer la division en ordres que l'on peut établir de la façon suivante : Ichthyoptérygiens, Saurptérygiens, Sauriens, Rhynchocéphales, Chéloniens, Dinosauriens (Saurischiens, Ornithischiens), Thécodontes, Crocodiliens, Ptérosauriens, etc.

EXAMEN DE QUELQUES POINTS DE MORPHOLOGIE GÉNÉRALE

J'ai indiqué, au début de ce travail, que je ne m'interdirai pas certaine latitude dans sa composition. En étudiant ces formes si anciennes, ce serait vraiment se contenter de peu que de se borner à les décrire et à leur donner des noms nouveaux. Tous les problèmes que nous pose l'observation de la nature actuelle se trouvent, sinon simplifiés, du moins pris à leurs débuts dans l'examen de ces plus anciens Quadrupèdes, et si j'allonge, par une nouvelle digression, ce travail déjà long, j'espère rapporter de cette recherche quelque idée ou théorie qui m'empêchera de regretter une semblable entreprise.

Et je ne craindrai même pas de dire, que si cette étude des Reptiles permien n'était qu'une occasion d'aborder quelques-uns des problèmes les plus généraux de l'Anatomie comparée, il n'y aurait pas lieu de s'en plaindre. D'illustres exemples m'autorisent d'ailleurs à aller plus loin que la description pure, et il me suffira de rappeler ces paroles du grand Lamarck : « En vain les naturalistes consumeront-ils leur temps à décrire des nouvelles espèces, à saisir toutes les nuances et les petites particularités de leurs variations pour agrandir la liste immense des espèces inscrites, en un mot à instituer diversement des genres, en changeant sans cesse l'emploi des comparaisons pour les caractériser; si la philosophie des sciences est négligée, ses progrès seront sans réalité et l'ouvrage entier restera imparfait (1). »

Je traiterai dans ce chapitre des ceintures et du sternum.

I. — CEINTURE SCAPULAIRE.

On distingue généralement, depuis les travaux des anciens anatomistes, et en

(1) LAMARCK, Philosophie zoologique.

particulier ceux de Gegenbaur (1), deux sortes d'éléments dans la ceinture pectorale des Vertébrés :

1^o Des éléments d'origine dermique : clavicule, interclavicule ;

2^o Des éléments d'origine conjonctive : scapulum, coracoïde.

Chacun d'eux a fait l'objet de nombreuses spéculations, quant à son origine, son histoire, ses homologies. Nous allons examiner ou reprendre ces théories à la lumière des faits que nous apportent les éléments scapulaires si bien conservés des Reptiles permien de Madagascar.

Éléments d'origine dermique. — Des deux pièces osseuses d'origine dermique, l'interclavicule présente la plus grande variation de formes. On a cherché naturellement à établir une série phylétique de ces modifications, mais les diverses tentatives faites en ce sens ne présentent qu'un médiocre intérêt. On ne peut pas, en effet, isoler un organe quelconque et essayer d'établir son histoire sans tenir compte des organes voisins ; on néglige ainsi des facteurs fondamentaux, comme nous aurons l'occasion de le montrer plus loin.

L'interclavicule de *Tangasaurus* est de forme rhomboïdale ; il en est de même chez *Protorosaurus*. Cet aspect est très voisin de celui présenté dans la nature actuelle par les Geckos. Dans ce dernier groupe il semble bien que la forme de l'interclavicule soit en corrélation avec le mode d'insertion des muscles deltoïde et pectoral. On peut donc conclure à une ressemblance assez étroite des muscles du cou et de l'épaule, en relation avec l'interclavicule, chez les Geckos et les Aræoscéliens.

La clavicule de *Tangasaurus* et d'*Aræoscelis* est imperforée. Chez les Sauriens actuels elle montre très souvent une perforation qui paraît être en relation avec le *clavo-delhoïdeus*.

Éléments d'origine conjonctive. — Le scapulum a toujours une forme simple et facilement reconnaissable des Poissons aux Mammifères. Ses connexions changent quand on passe d'une classe à une autre, mais ces variations prennent place dans l'étude plus générale des rapports de la ceinture scapulaire et du cœlome qui sort du cadre de ce travail.

L'élément coracoïdien, relativement simple chez les Poissons, présente, à partir des Batraciens, d'importantes modifications. La musculature des parois du corps peut être divisée, chez les Poissons, en deux parties sensiblement égales : une partie dorsale ou *épisome*, une partie ventrale ou *hyposome*. Chez les Quadrupèdes, et en corrélation sans doute avec le développement des membres, on assiste à la diminution graduelle de l'épisome et à l'extension de l'hyposome. Celui-ci perd,

(1) GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wilberthiere. II, Ab. I. Schultergürtel der Wirbelthiere, 1865. — GÖTTE, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelet-Systems der Wirbelthiere (*Archiv für Mikros. Anat.*, XIV, 1877). — BOGOLJUBSKY, Brustbein und Schultergürtelentwicklung bei einigen Lacertilien (*Zeitschrift für Wiss. Zool.*, t. CV, 1914).

pour ainsi dire, en force ce qu'il gagne en étendue, et c'est alors la partie ventrale de la ceinture scapulaire, qui, chez les Batraciens et les Reptiles, vient remplir le rôle de soutien de la cavité viscérale.

Ces modifications de structure du coracoïde accompagnent l'apparition de cette nouvelle fonction, et ce sont ces modifications, plus exactement ces complications, qui ont fait l'objet des théories que nous allons maintenant examiner. Comme toutes ces spéculations sont basées sur l'interprétation de la ceinture scapulaire des Reptiles inférieurs, il est intéressant de voir dans quelle mesure les éléments coracoïdiens admirablement conservés des Reptiles permians de Madagascar peuvent s'insérer dans les phylogénies admises, et, s'il y a lieu, comment ils les modifient.

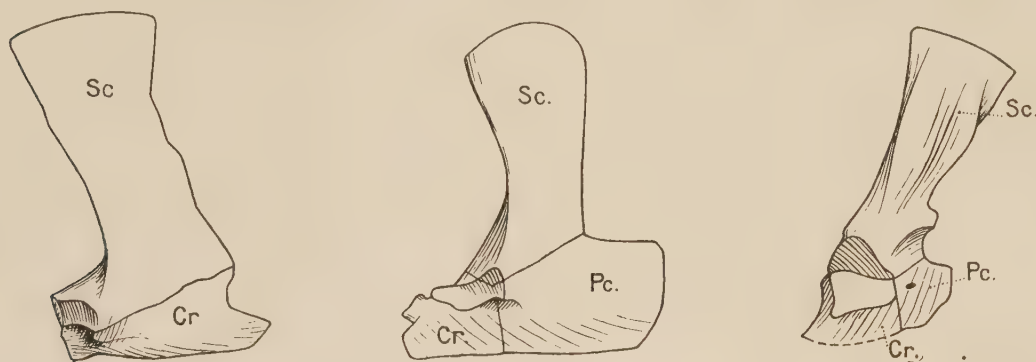


Fig. 28. — Ceintures pectorales de *Varanoops*, de *Dimetrodon* et de *Cynognathus*, d'après Watson.
Cr, Coracoïde. — Pc, procoracoïde. — Sc, scapulum. — Dans *Varanoops*, Cr signifie procoracoïde.

Je ne ferai pas ici l'historique de cette question des ceintures; on le trouvera ailleurs (1) et je me bornerai à exposer les principaux points de vue actuels.

Trois conceptions principales se font jour, toutes établies sur l'examen des formes fossiles. La première a été défendue surtout par Broom (2); la seconde a été exposée par Williston (3) au cours de ses nombreux travaux sur les Reptiles permians, et enfin le troisième point de vue est l'œuvre de Watson (4) qui a pu étudier un nombre considérable de documents.

Ces trois conceptions, assez peu différentes quant à leurs conclusions, ont aussi un point de départ commun; elles admettent l'existence de deux coracoïdes dans la ceinture scapulaire des Reptiles paléozoïques primitifs: Paréiasauriens, Anomodontes, Cynodontes, etc., où la partie ventrale de la ceinture scapulaire présente, en effet, deux éléments (fig. 28): l'un, antérieur, considéré par Williston comme le vrai coracoïde parce qu'il l'homologue à l'apophyse coracoïde des Mammifères, et que Watson et Broom appellent au contraire procoracoïde, considérant comme

(1) Voir en particulier les travaux de BROOM, ANTHONY et VALLOIS, GREGORY, WATSON et VIALLETON.

(2) R. BROOM, The morphology of the coracoid (*Anatomischer Anzeiger*, 1912, p. 625-631).

(3) S.-W. WILLISTON, American permian Vertebrates, 1911.

(4) D.-M.-S. WATSON, The evolution of tetrapod shoulder girdle and fore-limb (*Journ. of Anatomy*, 1917, p. 1-63).

vrai coracoïde l'élément postérieur auquel Williston donne le nom de métacoracoïde.

Pour Broom, le type primitif possède deux pièces coracoïdiennes distinctes, que l'on retrouve chez certains Cotylosauriens et que l'on peut suivre à travers les Pélycosauriens, les Dromasauriens, les Déinocéphales, les Thérocéphales, les Anomodontes et les Cynodontes jusqu'aux Monotrèmes.

Deux branches se détachent de ce tronc à deux coracoïdes : l'une, représentée par les Mammifères Euthériens, ne présente plus que le coracoïde proprement dit, le procoracoïde étant peut-être, cependant, représenté par le ligament coraco-claviculaire; l'autre branche, constituée dans la nature actuelle par les Lézards, les Crocodiles, les Rhynchocéphales, etc., comprend des formes dont le coracoïde unique correspond au procoracoïde des Reptiles primitifs, et qui existe seul déjà dans certaines formes permienes voisines des précédentes, comme *Seymouria*, *Varanoops*. Telle est la conception de Broom. Celle de Williston s'en distingue seulement par les différences dans la terminologie signalées plus haut.

Pour Watson, c'est également l'élément antérieur qui persiste chez les Lézards. Mais, contrairement à Broom, il estime, se basant sur le fait que des formes très anciennes, comme *Varanoops*, ont un seul élément coracoïdien, que le type ancestral des Reptiles possédait aussi un seul élément coracoïdien, le procoracoïde, le coracoïde proprement dit n'apparaissant que plus tard dans la phylogénie. L'existence, chez *Tangasaurus* et les Aræoscéliens, d'un coracoïde unique, correspondant à celui des Lézards actuels, indiquerait donc que tout le groupe des Sauriens s'est détaché du tronc des Reptiles avant l'apparition du vrai coracoïde.

Cette conclusion, si séduisante, demande à être examinée de très près. Elle découle évidemment de l'interprétation de la ceinture des Thérapsidés et formes affines; or, que vaut cette interprétation? Je vais essayer de montrer que la distinction, dans la ceinture scapulaire de certains Reptiles, de deux éléments coracoïdiens indépendants l'un de l'autre, est purement artificielle et repose à la fois sur une erreur de faits et sur une erreur de méthode.

D'abord une erreur de faits.

Sur quoi peut-on baser l'interprétation de la ceinture des Reptiles fossiles? Une difficulté surgit, puisque l'on ne peut pas connaître les parties embryonnaires qui pourraient nous montrer la nature simple ou composée de l'élément coracoïdien. Il est possible cependant d'aborder autrement le problème. Il semble bien, en effet, que pour interpréter ces types de ceintures à deux éléments coracoïdiens, l'on soit parti de la croyance à l'existence de deux coracoïdiens distincts chez certaines formes vivantes : Urodèles, Anoures, Monotrèmes.

Examinons donc les ceintures de ces groupes vivants. Si nous considérons les larves d'Urodèles (fig. 29), nous voyons une ceinture formée par une lame cartilagineuse unique et continue, lobée dans sa partie ventrale. Secondairement, des points d'ossification apparaissent, délimitant une branche dorsale ou scapulum, et une branche osseuse ventrale ou coracoïde. La portion ventrale non ossifiée est

appelée procoracoïde et n'a jamais de point d'ossification propre. Parfois enfin, le point d'ossification coracoïdien manque, et le coracoïde osseux est formé par le prolongement de l'ossification scapulaire. L'ensemble de la ceinture scapulaire des Urodèles forme donc un tout indivisible dans lequel il serait tout à fait vain de distinguer ou de chercher à retrouver deux éléments coracoïdiens distincts.

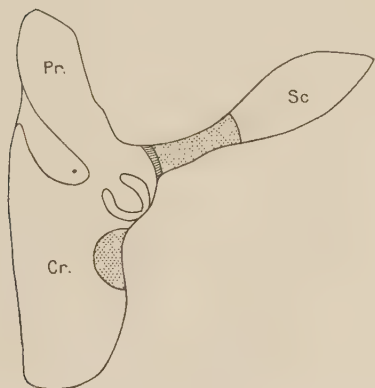


Fig. 29. — Ceinture pectorale de *Siren lacerta*, d'après R. Anthony et H. Vallois.

Cr, Coracoïde. — Pr, procoracoïde. — Sc, scapulum.

Chez les Anoures, le cas est encore plus typique. La partie ventrale de la ceinture est formée de deux pièces étroites et allongées, séparées l'une de l'autre par un espace plus ou moins elliptique et se réunissant par leurs extrémités. La pièce antérieure a reçu le nom de procoracoïde et la pièce postérieure le nom de coracoïde. Nous aurions donc là une ceinture scapulaire à deux éléments coracoïdiens distincts. Mais Anthony et Vallois (1), se basant sur l'étude des insertions musculaires,

ont montré que cette prétendue dualité était inexistante et qu'il n'y a, chez les Anoures, qu'un coracoïde unique, représenté par les deux pièces osseuses décrites ci-dessus, l'intervalle qui les sépare constituant une fenêtre analogue à celle que l'on rencontre chez les Lézards (fig. 30).

Il reste enfin l'exemple des Monotrèmes invoqué surtout par Watson. L'examen de leur ceinture scapulaire montre que l'élément antérieur, homologué au procoracoïde, s'en distingue d'abord parce qu'il ne prend pas part à la formation de la cavité glénoïde, ensuite par ses connexions différentes avec l'interclavicule et l'épisternum (fig. 31). Ainsi, ces formes vivantes, souvent considérées comme venant à l'appui de la théorie qui voit deux coracoïdes dans certains Reptiles paléozoïques, ne présentent jamais qu'un seul coracoïde. Et cela ne peut déjà que faire entrer en notre esprit une assez forte suspicion sur la légitimité des hypothèses exposées plus haut.

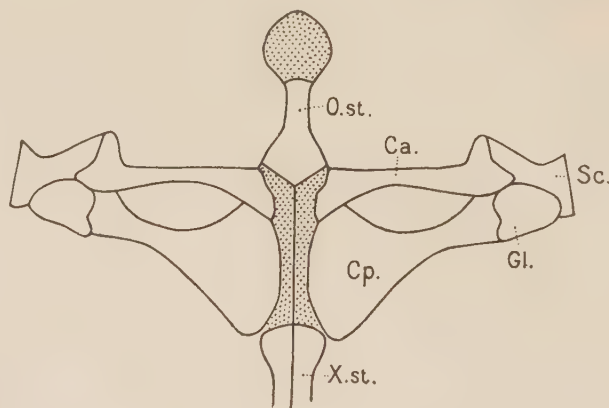


Fig. 30. — Ceinture pectorale d'Amphibien anoure.

Ca, Élément coracoïdien antérieur. — Cp, élément coracoïdien postérieur. — Gl, cavité glénoïde. — Ost., omosternum. — Sc, scapulum. — X.st, xiphisternum.

(1) R. ANTHONY et H. VALLOIS, Sur la signification des éléments ventraux de la ceinture scapulaire chez les Batraciens (*Bibliographie anatomique*, t. XXIV, 1914).

Examinons maintenant un autre argument invoqué par les partisans des deux coracoïdes : l'existence d'une suture entre les deux os. Cette suture est souvent incomplète (*Varanosaurus*), parfois absente (certains Paréiasauriens), et si son existence indique la présence de deux éléments, cela ne prouve point que ces deux éléments aient acquis vis-à-vis l'un de l'autre l'indépendance que leur prêtent quelques théories phylogéniques. Le scapulum et le coracoïde des Urodèles sont souvent séparés par une suture ; l'ontogénie montre qu'ils appartiennent au même ensemble. Les deux éléments coracoïdiens des Anoures sont également séparés par une suture, et pourtant Anthony et Vallois ont établi jusqu'à l'évidence qu'ils étaient les composants d'un coracoïde unique. Watson a émis l'hypothèse que les Reptiles primitifs n'avaient que deux points d'ossification dans la ceinture cartilagineuse, correspondant au scapulum et au procoracoïde ; puis un troisième point serait apparu qui aurait déterminé la formation du vrai coracoïde ; il y aurait donc trois pièces dans la ceinture définitive : le scapulum, le coracoïde et le procoracoïde. En admettant que le développement se soit bien fait de cette manière (ce qui est loin d'être sûr), on sait, quand on est familiarisé avec le développement des os, combien il est difficile, sinon impossible, de déterminer la valeur morphologique des points d'ossification. Ainsi, là encore, nous ne trouvons pas de raisons suffisantes pour admettre l'existence de deux coracoïdes indépendants chez les Reptiles paléozoïques.

Enfin, un dernier argument, d'ordre paléontologique cette fois. Le prétendu procoracoïde est limité inférieurement par le foramen supracoracoïdien ; or l'élément coracoïdien d'un type très ancien comme *Tangasaurus*, vivant en même temps qu'une forme considérée comme ne possédant que le procoracoïde, comme *Varanoops*, est bien loin de présenter l'aspect qu'il devrait avoir s'il dérivait directement de ce dernier (fig. 28, p. 110). Comme celui des Lézards actuels, il présente une longue portion s'étendant en arrière du foramen, et il offre ainsi une étroite analogie morphologique avec la plaque coracoïdienne à deux éléments des Anomodontes, Dicynodontes, etc.

C'est probablement cette ressemblance qui avait déjà conduit Gregory (1) à admettre (avec doute d'ailleurs) que l'élément coracoïdien des Lézards correspondait aux deux éléments coracoïdiens de certains Reptiles anciens, la suture ayant disparu. On pouvait objecter à une telle conception que la morphologie de l'élément coracoïdien des Lézards, si éloignée de celle de l'élément primitif, était

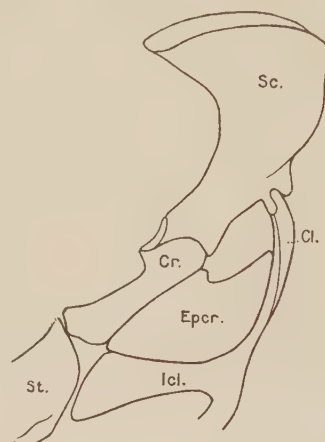


Fig. 31. — Ceinture scapulaire de Monotrème, d'après W.-K. Gregory.

Cl, Clavicule. — Cr, coracoïde. — Epcr, épico-racoïde. — Icl, interclavicule. — Sc, scapulum. — St, sternum.

(1) W.-K. GREGORY, Present status of the problem of the origin of the Tetrapoda, with special reference to the skull and paired limbs (*Annals of New York Acad. of Sc.*, 1915, p. 317-383).

une conséquence de leur apparition relativement récente, autrement dit de leur éloignement de la souche originelle. Mais cette objection tombe avec *Tangasaurus*, qui est aussi éloigné de ces types anciens que ne le sont les Lézards eux-mêmes.

Il nous faut maintenant conclure. Nous ne nions pas, ce serait nier l'évidence, l'existence de deux pièces distinctes dans la ceinture scapulaire de certains Reptiles, mais nous ne leur reconnaissons pas une existence indépendante se traduisant pour chacune par une évolution particulière.

Nous venons d'énumérer les faits anatomiques, embryologiques et paléontologiques qui s'opposent à cette conception; il nous reste à dire quelques mots de la méthode qui est à la base de cette erreur.

Si l'esprit d'analyse est indispensable dans l'étude des formes vivantes, il ne faut jamais oublier que les éléments anatomiques plus ou moins arbitraires, en lesquels on décompose l'animal, ne peuvent être considérés comme des entités véritables, indépendantes les unes des autres, évoluant chacune pour son propre compte. Une analyse trop étroitement conçue masque les rapports profonds et conduit trop souvent l'esprit à prendre des abstractions pour des réalités. Si le morphologiste ne veut pas perdre tout contact avec l'objet de son étude, la vie, il ne doit jamais cesser de considérer l'animal comme un « système clos, fermé » où les parties agissent constamment les unes sur les autres, et où chacune d'elles ne s'explique que par l'ensemble. Il convient donc de ne jamais perdre de vue le point de vue physiologique, dont Cuvier proclamait déjà la prééminence, et c'est en conduisant les recherches dans cet esprit de synthèse, que les sciences morphologiques contribueront à nous dévoiler les lois de l'organisation (1).

En résumé, la ceinture pectorale des Reptiles présente une pièce ventrale souvent unique, parfois divisée en deux parties. Mais dans tous les cas, au point de vue anatomique, l'élément unique est homologue à l'ensemble des deux éléments séparés l'un de l'autre soit par une fenestration, soit par une suture (2). Il convient donc de rejeter les expressions de procoracoïde ou de métacoracoïde qui évoquent l'idée d'une pièce autonome, et de parler seulement de coracoïde. Dans le cas des Thérapsides on pourra dire élément coracoïdien antérieur et élément coracoïdien postérieur pour désigner les deux pièces ventrales de leur ceinture scapulaire.

II. — LE REVÊTEMENT VENTRAL ET L'ORIGINE DU STERNUM.

J'ai longuement décrit, au cours de l'étude anatomique des genres *Tangasaurus* et *Hovusaurus*, le revêtement ventral de ces formes. Si j'y reviens, dans ce chapitre con-

(1) Pour une étude de l'ensemble des ceintures chez les Vertébrés, consulter l'ouvrage de L. VIALLETON, Membres et ceintures des Vertébrés tétrapodes. Critique morphologique du transformisme, Paris, 1924.

(2) *Varanoops* ne fait sans doute pas exception à cette règle; l'élément coracoïdien postérieur était chez lui probablement cartilagineux.

sacré à la morphologie générale, c'est pour chercher à élucider la nature de cet appareil et ses rapports avec le sternum.

Les côtes abdominales se rencontrent dans de nombreux Reptiles paléozoïques; parmi les genres vivants elles sont particulièrement développées chez *Sphenodon* et, grâce aux travaux de Schneider, Furbringer, Beddard, etc., on sait qu'elles existent aussi chez les Lacertiliens. Dans toutes ces formes actuelles, elles contractent les mêmes connexions avec les muscles de l'abdomen (*rectus profundus* et *rectus superficialis*), et on peut conclure à leur homologie. Les ressemblances ostéologiques permettent d'étendre ce résultat au revêtement abdominal des formes paléozoïques. Chez *Tangasaurus* par exemple, ce revêtement se présente sensiblement comme celui des Lézards actuels, mais les côtes ventrales y sont bien plus nombreuses et chacune d'elles est formée de plusieurs pièces; le plastron a donc tendance à s'atténuer dans les Sauriens et, dans certains Anguidés, il a complètement disparu.

Examinons maintenant l'importante question des rapports de ce revêtement ventral avec le sternum.

En 1916, Williston (1) émettait l'idée que le sternum pourrait bien dériver d'un appareil parasternal analogue à celui de *Sphenodon*.

Camp (2), se basant sur l'étude des connexions musculaires, admet que le sternum n'est autre chose qu'une pièce parasternale modifiée. Maurer en effet a insisté, il y a déjà longtemps, sur l'analogie des muscles sterno-coracoïdiens et du *rectus profundus*. Pour cet anatomiste, les premiers représenteraient le prolongement vers l'avant du second. Or chez les Lézards apodes on assiste à une atrophie du sternum et de l'épisternum qui deviennent identiques à des chevrons parasternaux. Dans le genre *Dibamus*, en particulier, la ressemblance est presque parfaite. D'où la conclusion de Camp : le sternum et le xiphisternum dérivent des parasternalia.

Remarquons tout de suite que ce résultat est obtenu à partir de formes très dégradées et chez lesquelles il est bien difficile de se rendre compte de la signification des organes. En tout cas, une semblable origine du sternum est loin d'être générale. Considérons en effet un stage jeune de *Tangasaurus*, celui qui correspond à une longueur d'environ 6 centimètres et demi (Pl. V, fig. 2). Entre les deux ceintures, nous voyons que le parasternum n'est pas encore formé; le sternum, au contraire, apparaît très nettement sous la forme de deux plaques osseuses situées en arrière des coracoïdes, et qui ne peuvent point dériver d'un parasternum encore inexistant, ni des côtes encore très grêles. Elles ne peuvent provenir que de la plaque cartilagineuse primitive qui donne naissance aux coracoïdes.

Déjà, en 1853, Rathke (3) déclarait que le sternum des Sauriens n'était pas formé

(1) WILLISTON, The osteology of some american permian Vertebrates (*Contrib. Walker Mus. Univ. Chicago*, t. I, 1916, p. 107-162).

(2) CAMP, Classification of the lizards (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, XLVIII, 1923, p. 288-435).

(3) RATHKE, ouvrage cité.

par les côtes, et tout récemment Bogoljubsky (1) a montré que dans les embryons de *Lacerta*, et aussi dans ceux de Salamandres, l'appareil sternal prend naissance indépendamment des côtes, et apparaît sous forme d'une pièce qui se soude ensuite à sa congénère sur la ligne médiane : il dérive donc dans ces formes de la plaque coracoïdienne primaire. Nous savons, d'autre part, surtout grâce aux travaux de Howes et Swinnerton, que chez *Sphenodon* le sternum apparaît en connexion avec les côtes. Ainsi, non seulement il faut renoncer à considérer le sternum comme une pièce homologue dans l'ensemble des Quadrupèdes, mais dans la classe même des Reptiles il faut renoncer à établir cette homologie, puisque nous lui trouvons, dans deux ordres distincts, trois origines différentes.

Le sternum chez les Reptiles et les Amphibiens. — L'étude du développement du sternum chez *Tangasaurus* nous montre pour cette pièce une origine indépendante des côtes. Howes et Swinnerton ont attaché beaucoup d'importance à la nature du sternum pour la détermination des affinités entre Amphibiens et Reptiles. Howes opposait le coraco-sternum des Batraciens (*archisternum*) au sternum costal des Amniotes (*neosternum*). Pour l'anatomiste anglais, c'est dans cette structure que réside la différence entre Amphibiens et Reptiles, et l'histoire du sternum doit nous montrer comment se fait le passage d'une classe à l'autre. Ce que nous venons de dire indique qu'on ne peut attribuer au sternum une telle signification, et que, par suite de ses modes si divers de formation, il ne peut traduire en rien les affinités des grands groupes. Au reste, comme nous l'avons montré plus haut, les différences qui séparent les classes ne dépendent point des changements morphologiques des organes, mais bien de leur répartition relative, en un mot de l'architecture générale de l'animal.

Fenestration des éléments coracoïdiens et du sternum. — Les Lézards actuels présentent, dans certains de leurs organes, une fenestration généralement absente à l'origine du groupe.

La tête est particulièrement intéressante à ce point de vue, mais je ne puis en traiter ici, par suite de la mauvaise conservation de cette région dans *Tangasaurus*. Je me bornerai à esquisser l'histoire de cette fenestration dans les ceintures et le sternum, et j'essaierai de déterminer dans quelle voie il faut en chercher la cause.

Ceinture pectorale. — *Tangasaurus* a un coracoïde non fenestré et il semble bien qu'il en soit ainsi de tous les Aræoscéliens permien. *Saphæosaurus*, du Jurassique supérieur, montre un commencement de fenestration, et dans la plupart des Lézards actuels on trouve, entre le coracoïde et le scapulum, des ouvertures bordées à leur partie antérieure par du cartilage. La constance de ces fenêtres a fait croire à certains auteurs qu'elles répétaient un stade ancestral, et Furbringer les rapproche de celle que l'on rencontre chez les Salamandres. Des observations récentes de Bogol-

(1) BOGOLJUBSKY, ouvrage cité.

jubsky appuieraient cette manière de voir, puisque chez les Geckos ces fenêtres apparaissent très tôt, avant que les côtes aient rejoint le sternum.

Mais ces faits embryologiques (1) ne peuvent rien contre les données paléontologiques : *Tangasaurus*, type extrêmement ancien, nous montre un coracoïde sans ouverture, par suite, contrairement à l'opinion de Furbringer, l'apparition du coracoïde fenestré s'est faite à une époque géologique relativement récente : dans l'état actuel de nos connaissances on le connaît à partir du Jurassique supérieur. Les relations très étroites du supracoracoïdien et du scapulo-huméral avec ces fenêtres, chez les Lézards actuels, nous montrent qu'il faut en chercher l'origine dans des causes purement mécaniques.

Sternum. — Les fontanelles du sternum ont donné lieu à plusieurs interprétations qu'il est nécessaire de revoir à la lumière de la Paléontologie. On les rencontre chez beaucoup de Lacertiliens actuels, excepté les Anguimorphes. La plupart des Iguanidés, des Scincidés, des Lacertidés ne possèdent qu'une seule fontanelle; chez les Agamidés il y en a deux : Siebenrock (2), observant dans certains Agamidés des fontanelles très développées chez les formes jeunes, et diminuant de taille au fur et à mesure que l'animal grandit, pensait qu'elles résultaient de la soudure incomplète des deux moitiés du sternum embryonnaire. Il semble plus exact de dire, étant donnée leur absence dans une forme très ancienne comme *Tangasaurus*, que les fontanelles résultent d'une résorption secondaire du cartilage après soudure des deux moitiés du sternum. Comme l'a fait remarquer Camp, ce développement des fontanelles est sans doute en relation avec les insertions particulières du muscle pectoral.

III. — CEINTURE PELVIENNE.

Le mode de fossilisation de *Tangasaurus* ne nous permet d'aborder que quelques points de la morphologie du bassin, les uns relatifs au plancher pelvien, les autres à l'ilion.

a. Les genres *Tangasaurus* et *Hovasaurus* nous montrent, comme tous les autres Reptiles, un bassin formé de trois pièces osseuses. Mais ici (et il en est de même dans la plupart des Reptiles paléozoïques), les pièces du plancher pelvien sont élargies, aplaties; leur aspect rappelle celui des pièces correspondantes des Urodèles et des Branchiosauriens. On peut établir ainsi une série, qui n'est point phylogénique, comme le croyaient Menhert (3) et Baur (4), mais qui nous donne une idée de la marche de l'ossification dans ces Reptiles anciens.

(1) Je dois dire d'ailleurs que GÖTTE a signalé par contre un stade sans fenestration, dans le développement de *Cnemidophorus*.

(2) SIEBENROCK, Das Skelet der Agamidæ (*Sitz. der Math. Natur. Classe der Akad. Wiss. Wien.*, CIV, 1895, p. 1089-1196).

(3) MEHNERT, Untersuchungen über die Entwicklung des Beckengürtels bei einiger Saugethieren (*Morph. Jahrb.*, t. XIII, XV, XVI).

(4) G. BAUR, The Pelvis of the Testudinata with notes on the evolution of the pelvis in general (*Journal of Morphology*, vol. IV, 1891).

Si nous partons des Dipneustes, nous voyons un plancher pelvien réduit à une plaque cartilagineuse que l'on peut désigner avec Baur sous le nom de cartilage gastral.

Les Amphibiens lépospondyles nous montrent le même cartilage gastral, mais avec un commencement d'ossification. Celle-ci débute par la partie postérieure du cartilage gastral, délimitant une région osseuse appelée ischion (*Protriton*, *Pelosauros*). Certains Urodèles actuels (fig. 32) présentent le même stade. *Necturus*, *Triton*, par exemple, ont la partie ventrale du bassin constituée par une plaque cartilagineuse où seuls les ischions sont ossifiés. Les pubis restent cartilagineux et leur emplacement est indiqué par un foramen obturateur.

On passe très facilement de ce stade à celui atteint par *Tangasaurus*. Il suffit d'imaginer un développement plus complet de l'ossification dans la portion cartilagineuse qui avoisine le foramen obturateur. L'ossification peut d'ailleurs être plus

poussée et, dans certaines formes voisines (*Aræoscelis*), il n'y a qu'une seule pièce osseuse ventrale, correspondant à l'ischion et au pubis.

Il est intéressant de noter (la remarque d'ailleurs n'est pas nouvelle) qu'au cours de l'histoire paléontologique des Sauriens, on assiste à un développement de la fenestration du plancher pelvien. *Aræoscelis* ne nous présente pour ainsi dire pas de cavité pubo-ischiatique, de même *Tangasaurus*; elle

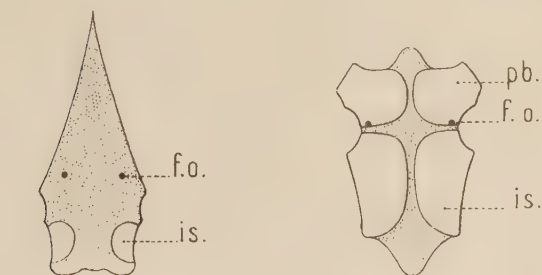


Fig. 32. — Ceintures pelviennes d'Urodèle (à gauche) et de *Palæohatteria* (à droite), d'après G. Baur.

fo, Foramen obturateur. — is, ischion. — pb, pubis.

est bien développée chez *Pleurosaurus*, où le bassin a un aspect tout à fait lacertilien. Chez les Lézards actuels, cette cavité est fort vaste, en particulier dans *Uromastix* dont les pubis sont réduits à des baguettes osseuses filiformes.

b. Les rapports généraux du bassin avec le cœlome sont sensiblement les mêmes dans la classe des Batraciens et la classe des Reptiles (1). Mais chez les Lacertiliens le bassin est beaucoup plus nettement détaché de la musculature du tronc que chez les Urodèles. Ostéologiquement ce rapport se traduit par le fait que l'ilion n'atteint pas la colonne vertébrale et ne dépasse même jamais du côté dorsal la moitié inférieure de l'hyposome chez les Urodèles.

Dans les Reptiles actuels, l'ilion atteint au contraire la colonne vertébrale. Il en est de même chez *Tangasaurus*, et l'on peut par suite conclure à un relèvement, dans ce genre, de la portion ventrale du bassin, autrement dit à son dégagement de la musculature abdominale. Il est assurément impossible de préciser les connexions entre muscles et os, mais la similitude ostéologique permet de supposer que *Tangasaurus* présentait une disposition du plancher pelvien très voisine de celle des

(1) Voir L. VIALLETON, ouvr. cité.

Lézards actuels. Par conséquent, si la ceinture pelvienne de *Tangasaurus* est comparable à celle des Amphibiens Urodèles (et aussi à celle des Lépospondyles) quant à la forme des éléments osseux constituant, elle contracte avec la musculature abdominale des connexions qui la rapprochent de celle des Lézards.

En résumé, les phylogénies établies par Menhert et par Baur, qui consistent à faire dériver la ceinture des Reptiles de celle des Urodèles, par l'intermédiaire des Reptiles paléozoïques à plancher pelvien aplati, paraissent vraies si l'on ne tient compte que des pièces en elles-mêmes, mais ne sont plus valables dès qu'on les considère dans leurs rapports avec la musculature abdominale.

DE QUELQUES AUTRES REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

Les formes de Reptiles qu'il me reste à étudier présentent des particularités morphologiques non moins curieuses que celles des genres précédents, mais leur mauvais état de conservation entachera mes conclusions d'une grande part d'incertitude. J'en donne, par suite, leur étude que comme une simple « pierre d'attente », espérant que des découvertes prochaines permettront de compléter les données vagues et imprécises qui vont être énumérées ici.

L'état fragmentaire dans lequel se trouvent ces fossiles ne permet pas de les répartir d'une façon définitive dans les cadres de la classification générale. Je les distribuerai donc en trois groupes conventionnels, correspondant aux trois aspects de ces formes. Nous étudierons ainsi successivement : 1° des formes se rapprochant probablement des Sauriens ; 2° des portions de colonne vertébrale d'un Reptile nageur ; 3° un type se rapportant sans doute aux Dinosauriens.

I. — FORME SANS DOUTE VOISINE DES SAURIENS

Pl. XII, fig. 2.

Je ne puis indiquer que très sommairement, étant donné le mauvais état de conservation des pièces, les caractères d'un curieux Reptile, que Colcanap a découvert dans la vallée de la Sakamena et que j'ai retrouvé dans les couches à *Tangasaurus* de la région du mont Éлива. Cette forme (planche XII, figure 2) est remarquable par le raccourcissement du membre antérieur et par l'enroulement de la queue, qui, comme chez le Caméléon actuel, devait être préhensile.

L'humérus a son extrémité distale très élargie et de forme quadrangulaire. Cet élargissement résulte du grand développement des épicondyles. Un large foramen ectépicondylien est visible. Les deux os de l'avant-bras sont très différenciés. Au carpe, la première rangée est bien conservée. L'intermédiaire s'insinue entre le radius et le cubitus ; il y a probablement un pisiforme. La main, très incomplète, présente aussi un fort raccourcissement. Les doigts sont terminés par des griffes.

La queue est assez longue, et, comme je l'ai déjà dit, contournée sur elle-même ; il n'est pas possible de donner les caractères des vertèbres qui la composent.

Les autres parties du fossile sont trop mal conservées pour se prêter à une description précise ; je dois signaler cependant la présence de côtes ventrales.

Affinities. — Avec des restes aussi incomplets, il est bien difficile de déterminer les affinités de ce fossile. La forme de l'humérus et le raccourcissement général du bras s'observe dans un genre du Permien de Saxe, *Datheosaurus*, qui a également la queue préhensile (1).

Ce genre *Datheosaurus* n'est connu lui-même que par des pièces fragmentaires ; on peut le rapprocher cependant, avec beaucoup de vraisemblance, de l'ordre des Sauriens. Nous aurions ainsi, dans ce groupe, dès l'époque permienne, quelques-unes des adaptations que l'on rencontre dans la nature actuelle.

II. — VERTÈBRES APPARTENANT A UN REPTILE INDÉTERMINÉ

Pl. V, fig. 4.

Les mêmes gisements qui ont donné les restes de *Tangasaurus* ont fourni, en même temps, un grand nombre de fragments de colonne vertébrale appartenant à la région caudale d'un animal dont il ne m'est possible de déterminer que la classe.

Je possède ainsi plusieurs séries de vertèbres amphicèles, au centre fortement évidé et se terminant à chaque extrémité par une sorte de bourrelet circulaire. Chaque centre est surmonté d'une neurapophyse verticale, très élevée et très régulière ; l'on n'aperçoit pas de suture entre cette neurapophyse et le corps de la vertèbre. Entre chacune de ces vertèbres s'attache un os en chevron également très développé et, lui aussi, absolument vertical. Os en chevron et neurapophyses présentent à leur extrémité de fines crénelures. Tout cela ressemble, au premier abord, à ce qu'on observe chez certains Amphibiens paléozoïques : *Urocordylus*, *Keraterpeton*, *Crossotelos*, *Sauravus*. Les crénelures correspondent sans doute à l'insertion de puissants muscles caudaux.

Avec des restes aussi incomplets, nous pouvons tout au plus prétendre déterminer la classe à laquelle ils appartiennent. On peut hésiter entre leur attribution aux Amphibiens ou aux Reptiles. Pour lever cette indétermination, adressons-nous à la morphologie et surtout à l'embryologie des formes vivantes. Nous savons, d'après les travaux de Gadow (2) sur le développement de la colonne vertébrale, que, chez les Reptiles actuels, les os en chevron dérivent des intercentres (*basiventralia*), tandis que, chez les Amphibiens, ils sont formés par les centres (*intercentralia*). La description que nous avons donnée plus haut a montré que, dans nos types de vertèbres, les os en chevron sont intercentraux : nous avons donc

(1) F. v. HUENE, Ueber einen echten Rhynchocephalen aus der Trias von Elgin, *Brachyrhinodon Taylori* (N. Jahrb. f. Min. Geol. u. Pal., 1910, p. 57).

(2) GADOW, ouvr. cité.

affaire à un Reptile. C'est d'ailleurs tout ce que nous pouvons dire sur la position systématique de cette forme.

Au point de vue éthologique, cette suite de vertèbres appelle quelques remarques. La longueur de l'os en chevron et celle de l'apophyse épineuse qui lui est opposée prouvent que la queue était très élevée verticalement. L'absence des apophyses transverses montre en même temps qu'elle était très aplatie sur les côtés. L'animal était donc aquatique et nageur, et, comme tous les Reptiles vivant dans l'eau, il nageait en faisant agir la rame de sa queue de droite à gauche ; on sait que chez les Cétacés, au contraire, la queue se déplace de haut en bas.

III. — REPTILE DE L'ORDRE DES DINOSAURIENS

Genre CÆLUROSAURAVUS gen. nov.

CÆLUROSAURAVUS ELIVENSIS sp. nov.

Pl. XII, fig. 1, 3.

Il me reste à décrire, pour terminer cette étude des Reptiles de Madagascar, une forme représentée seulement par des pièces incomplètes, découvertes par Colcanap dans la vallée de la Sakamena, et dont j'ai retrouvé quelques fragments dans les couches à *Tangasaurus* de la même région.

M. Boule a déjà indiqué les affinités curieuses de cette petite forme (elle a seulement une dizaine de centimètres de longueur) avec les Dinosauriens (1). L'étude qui suit va confirmer ce rapprochement.

J'ai fait représenter planche XII, figure 1, un squelette très en désordre donnant le contour de la tête, les maxillaires, le membre postérieur et une partie de la colonne vertébrale, dans la région caudale. Le squelette de la figure 3 donne également le dessin de la tête, des fragments de mandibule, le membre antérieur, la portion dorsale de la colonne vertébrale, avec les côtes, ainsi qu'une pièce énigmatique sur laquelle je reviendrai plus loin.

Dents. — Les dents sont visibles sur les deux échantillons figurés. Elles sont coniques et pointues, peut-être légèrement arquées et très peu serrées ; elles paraissent soudées à la mâchoire. Il est impossible d'en déterminer le nombre, qui devait d'ailleurs être peu élevé, étant donné le large espace existant entre chacune d'elles.

Tête. — La tête est de forme pointue, triangulaire, comme celle des Pseudosuchiens et en particulier de *Schleromochlus*. Malheureusement, aucune pièce ne donne la moindre indication sur son ostéologie. Les maxillaires me paraissent être représentés sur l'échantillon figure 1. Par contre, je rattache à la mandibule, car il me semble y voir un rudiment d'apophyse coronoïde, l'os portant des dents de la figure 3.

(1) M. BOULE, Sur le Permien de Madagascar (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, t. X, 1910, p. 314-316).

Vertèbres. — Leur nombre doit être assez grand. Une des pièces en montre vingt-deux, l'autre seize ; mais il est bien évident que ces chiffres sont loin de correspondre au nombre réel.

Je décrirai d'abord les vertèbres de la pièce figure 3. Les cervicales, au nombre de quatre, sont très allongées et présentent des diapophyses rudimentaires. A partir de la cinquième vertèbre apparaissent les côtes, d'abord grêles, puis plus fortes. Sur notre échantillon, elles sont écrasées selon le mode bien caractéristique des os creux. Les vertèbres de la figure 1 appartiennent, sans aucun doute, à la région caudale ; leurs neurapophyses très basses et la présence d'os en chevron le montrent avec évidence. On en rencontre de semblables dans un grand nombre de Pseudosuchiens.

Membre antérieur et membre postérieur. — Je considère comme antérieur le membre de la pièce correspondant à la figure 3. J'attribue à l'humérus le premier os pour les raisons suivantes :

1^o Il présente une forte torsion qui n'a jamais été signalée dans un fémur ;

2^o Par son extrémité distale il s'articule avec deux os dont l'un présente une apophyse olécrâne et doit, par suite, être considéré comme un cubitus.

Les caractères de cet humérus n'en sont pas moins très particuliers. La crête deltoïdienne présente un grand développement ; l'extrémité distale est d'un type tout à fait avien.

L'avant-bras, à peine moins long que le bras, est formé par deux os grêles et légèrement élargis à chaque extrémité. L'un d'eux, le cubitus, possède une apophyse olécrâne qui entoure l'extrémité distale de l'humérus. Le carpe est cartilagineux. Enfin on aperçoit l'extrémité proximale de quatre métacarpiens très grêles. Les os du bras sont probablement creux ; il en est de même de ceux du membre postérieur.

Figure 1, on aperçoit ce membre postérieur dont le fémur et une partie de la jambe sont seuls conservés. Il montre la courbure en S habituelle ; sa tête articulaire proximale diffère de celle des Lézards et ressemble beaucoup à celle des Pseudosuchiens, nous ajouterons à celle des Dinosauriens malgré la différence de taille.

Les deux os de la jambe ne présentent rien de particulier ; du dernier segment du membre on aperçoit quelques métatarsiens et quelques portions de phalanges.

J'ai laissé de côté ce qu'on aperçoit au milieu de la figure 3. Comme il ne s'agit que d'une empreinte, je ne puis même pas affirmer que ce soit une pièce osseuse. Si cette empreinte appartient bien au fossile, on ne peut guère la comparer qu'à un ilion d'Ornithischien considérablement réduit.

De cette description rapide, il ressort que les ressemblances de cette forme sont surtout très grandes avec certains genres de Pseudosuchiens et quelques types du groupe des Dinosauriens. Les comparaisons suivantes vont accentuer ce rapprochement avec les Dinosauriens et plus particulièrement les Cœlurosauriens, dont notre Reptile est peut-être une forme ancestrale.

Pour marquer ses affinités, je propose de lui donner le nom générique de *Cœluro-*

sauravus, et, comme il a été trouvé dans la région du mont Éлива, je le nommerai *Cœlurosauravus elivensis*.

Affinités de *Cœlurosauravus*. — *Cœlurosauravus* et *Aphelosaurus*. — *Aphelosaurus*, décrit par Gervais (1) du Permien de l'Hérault, est caractérisé par des membres longs et grêles à os probablement creux, des côtes minces et sans doute creuses elles aussi, des vertèbres amphi-cèles aux centres très allongés. Ce sont là des caractères qui rapprochent *Aphelosaurus* de *Cœlurosauravus* ; malheureusement le fossile de Lodève est trop mal conservé pour que l'on puisse pousser plus loin la comparaison.

Cœlurosauravus et les *Thécodontes*. — L'ordre des Thécodontes, créé en 1855 par Owen pour divers genres triasiques, avait été rejeté par Huxley, qui répartit entre Lacertilien et Crocodiliens les genres qui avaient servi à le définir. Dans ces dernières années, Boulenger, Broom, Watson et Von Huene ont repris cet ancien nom, qui n'a d'ailleurs peut-être pas été forgé d'une façon très heureuse, pour englober, sous ce vocable, un certain nombre de formes répandues dans le Trias, et dont les affinités sont multiples.

Les divisions que l'on a proposé d'introduire dans cet ordre des Thécodontes varient suivant les auteurs. La classification de F. von Huene (2) paraît la plus rationnelle, et c'est celle que nous allons résumer ici, pour l'intelligence de ce qui va suivre.

Les Thécodontes se divisent en trois sous-ordres : les Pseudosuchiens, les Parasuchiens et les Pélycosimiens.

Le groupe des Parasuchiens a été établi par Huxley pour les genres *Belodon* et *Stagonolepis*. Zittel créait en 1884, pour quelques formes des dépôts triasiques de Souabe, *Aëtosaurus*, *Dyoplax*, le sous-ordre des Pseudosuchiens, enfin, en 1911, Von Huene rapprochait des genres contenus dans ces deux divisions, des formes assez mal connues d'ailleurs, qu'il groupait dans le sous-ordre des Pélycosimiens.

C'est dans le sous-ordre des Pseudosuchiens que nous trouverons les genres se rapprochant, par leur organisation et par leur allure générale, de *Cœlurosauravus*.

Pedetico-saurus. — C'est un petit Reptile provenant de la formation de Karroo, dans l'État libre d'Orange. Ses analogies avec *Cœlurosauravus* sont très grandes : l'humérus présente une crête delto-pectorale élargie, l'avant-bras est formé de deux os rectilignes et grêles ; le membre postérieur a, dans les deux genres, la même forme et les vertèbres dorsales et caudales sont d'un type très voisin. Mais *Pedetico-saurus* a une forte armure dermique que l'on ne retrouve pas chez *Cœlurosauravus*.

Scleromochlus. — Ce petit Reptile pseudosuchien, d'apparence grêle, aux membres longs et légers, présente quelques ressemblances avec *Cœlurosauravus*. Mais il s'en

(1) P. GERVAIS, Zoologie et Paléontologie françaises, 2^e édit., 1859, p. 459.

(2) F. VON HUENE, The triassic reptilian order Thecodontia (*Amer. Journ. Sc.*, 5^e série, vol. IV, 1922, p. 22-26). Donne une bibliographie détaillée.

éloigne par un caractère de grande spécialisation : les métatarsiens sont soudés entre eux, ce qui correspond sans doute à une adaptation au saut.

D'une façon générale, tous les Pseudosuchiens de la famille des Ornithosuchidés : *Ornithosuchus*, *Mesosuchus*, *Scleromochlus*, etc., montrent, dans la morphologie des membres, la structure des vertèbres, le contour du crâne, de profondes analogies avec *Cœlurosauravus*.

Cœlurosauravus et les *Dinosauriens*. — Il vient immédiatement à l'esprit de comparer *Cœlurosauravus* à *Compsognathus*. Les ressemblances entre ces deux genres sont nombreuses et importantes : le crâne a le même contour, les vertèbres cervicales, dorsales et caudales sont identiques dans les deux formes. Les côtes sont également comparables ; les vertèbres et les os des membres sont creux et à parois minces. Les dents sont thécodontes chez *Compsognathus* ; il en est sans doute de même chez *Cœlurosauravus*. Les membres sont tout à fait comparables.

Les seules différences à noter sont les suivantes : les membres, subégaux chez *Cœlurosauravus*, sont très inégaux (l'antérieur plus court que le postérieur) chez *Compsognathus*, où ils sont également plus spécialisés. Ces deux caractères sont de ceux que l'on peut s'attendre à trouver chez deux formes appartenant à une même lignée, mais d'âge géologique différent.

Une différence plus importante viendrait de la morphologie si particulière de l'ilion de *Cœlurosauravus*. Si l'interprétation que nous en avons donnée est exacte (ce qui est loin d'être sûr), *Cœlurosauravus*, tout en restant près de *Compsognathus*, ne pourrait plus être placé directement sur sa ligne ancestrale.

Divers autres genres, *Cœlurus*, *Ornitholestes*, etc., voisins de *Compsognathus*, présentent également d'étroites analogies avec *Cœlurosauravus*.

Position systématique de *Cœlurosauravus*. — *Cœlurosauravus* présente donc à la fois des affinités avec les Thécodontes (plus particulièrement la famille des Ornithosuchidés) et avec les « Dinosauriens » du type *Compsognathus*. Quelle position systématique peut-on, par suite, lui attribuer ?

Le placer dans les Thécodontes, c'est mettre en évidence les ressemblances profondes qui, au début, peuvent relier des ordres ensuite bien distincts à partir d'un certain moment de leur histoire, mais c'est aussi masquer des différences qui parfois peuvent être fondamentales.

Le placer dans les « Dinosauriens », c'est permettre de voir, dans les moindres détails, l'évolution de caractères anatomiques dont on ne peut bien comprendre l'importance qu'en en suivant l'histoire tout le long d'un phylum.

Cette dernière méthode me paraît la plus rationnelle, et c'est pourquoi je place, après avoir longuement hésité d'ailleurs, *Cœlurosauravus* dans les Dinosauriens, à la base de la ligne qui conduit à *Compsognathus*.

***Cœlurosauravus* et la classification des Dinosauriens.** — Les affinités profondes

de *Cælurosauracus* et de *Compsognathus* apportent quelques modifications à la conception que l'on se fait habituellement des Dinosauriens. Ce groupe des Dinosauriens, créé par Owen, est assurément hétérogène.

Seeley (1) a fait remarquer depuis longtemps que la structure du bassin permettait de le diviser en deux grands groupes qu'il élève au rang d'ordre : les Saurischiens et les Ornithischiens.

Les Saurischiens sont caractérisés par un pubis dépourvu de prolongement dirigé dans le sens caudal, les Ornithischiens par un pubis divisé en deux branches, l'une dirigée vers l'avant, l'autre vers l'arrière.

Baur adopta également cette distinction, et, en 1908, F. Von Huene (2), reprenant l'argumentation de Seeley, établissait, par des arguments très convaincants, que l'ordre des Dinosauriens n'est pas naturel.

Il ne semble pas, d'ailleurs, que la division en Saurischiens et en Ornithischiens de Seeley traduise entièrement la diversité anatomique de ce groupe. Le genre *Cælurosauravus*, par sa faible taille et ses analogies avec un certain nombre de Thécodontes, doit être considéré comme une forme tout à fait voisine du début d'un phylum. Par l'ensemble de ses caractères, il est aussi éloigné que *Compsognathus* des autres Théropodes. Nous avons donc là deux groupes qui ont évolué parallèlement, très voisins assurément, mais dont il est impossible de trouver le point de départ commun. Il conviendrait, peut-être (pour être plus affirmatif, il faudrait des documents plus complets), de placer les formes voisines de *Compsognathus* dans un groupe spécial, que l'on pourrait nommer Cælurosauriens, et qui, avec les Ornithischiens et les Saurischiens, correspondrait à l'ensemble des « Dinosauriens » définitivement reconnus comme formant un groupe hétérogène.

(1) H.-G. SEELEY, On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria (*Proc. Roy. Soc.*, vol. XLIII, 1887, p. 165-171).

(2) F. VON HUENE, Die Dinosaurier der europ. Triasform., etc. (*Geol. u. Pal. Abhand.*, Suppl., Bd. I, 1907-08).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Il me reste, pour conclure, à rappeler, dans une énumération sommaire, les principaux faits nouveaux contenus dans ce mémoire.

Stratigraphiquement, la faune étudiée se place à un niveau correspondant à la partie moyenne de la série de Beaufort. Les ressemblances avec l'Afrique sont profondes, les mêmes formes se retrouvent de part et d'autre du canal de Mozambique.

Zoologiquement, les résultats obtenus sont de deux sortes :

a. Au point de vue systématique, j'ai pu préciser l'histoire des Ichthyoptérygiens, écrire d'une façon nouvelle, et qui me paraît plus exacte, celle des Lézards, apporter quelques lueurs sur les représentants permien de certains « Dinosauriens ».

L'examen comparatif de ces formes anciennes m'a amené à conclure à l'hétérogénéité de la classe des Reptiles telle qu'on la conçoit actuellement, et à rejeter les principes de classification généralement admis qui voient dans la structure de la région temporale le critérium fondamental. J'ai alors esquissé les grandes lignes d'un groupement nouveau.

b. Au point de vue morphologique, j'ai exposé une nouvelle interprétation des ceintures et une théorie du sternum, j'ai pu aborder d'une façon précise l'étude des homologies du tarse, enfin j'ai examiné la signification phylogénique et morphologique des modifications de certains organes, en particulier de la fenestration des ceintures et du sternum.

D'aucuns trouveront peut-être bien osé d'étudier tant de questions purement biologiques par la seule Paléontologie. Sans doute, d'autres disciplines permettraient d'aborder ces mêmes questions, mais elles n'ont que des moyens restreints et ne peuvent atteindre que par place le vaste espace où se développe la vie. Le paléontologiste seul, s'il n'ignore pas toutefois la leçon des formes actuelles, prend ce vaste espace pour domaine, et est muni, pour l'explorer et le comprendre, de moyens que nul autre ne possède. Il est à la fois narrateur et philosophe, et sa science n'est qu'une expérience immensément longue qui apporte à nos conceptions sur la vie leur unité et leur support. Par la Paléontologie, nous saisissons les mille détails que nulle anatomie, nulle embryologie ne saurait rendre, et, tout en ayant constamment ces détails sous les yeux, nous pouvons embrasser le déroulement du monde animé. Nous sommes à la fois devant les faits particuliers sur lesquels l'intelligence prend appui et devant les idées générales auxquelles l'intelligence s'élève. Et ainsi placés en face de la vie, nous sommes moins incapables de la reconstruire.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	3
PREMIÈRE PARTIE. — GÉOLOGIE.....	5
<i>Généralités</i>	5
<i>Coupe générale de la base de la série sédimentaire dans le Sud de Madagascar</i>	12
I. — Conglomérat de base	13
II. — Couches à <i>Gangamopteris</i>	17
III. — Série rouge	21
IV. — Grès et schistes à Amphibiens et à Reptiles	23
V. — Volcanisme	31
VI. — Résultats généraux de l'étude stratigraphique.....	32
VII. — Les formations permo-triasiques de Madagascar et le continent de Gondwana	34
DEUXIÈME PARTIE. — PALÉONTOLOGIE.....	44
<i>Généralités</i>	44
Amphibiens	44
Reptiles	49
Ordre des ICHTHYOPTÉRYGIENS.....	51
<i>Hovasaurus Boulei</i>	52
Ordre des SAURIENS.....	64
<i>Tangasaurus Menelli</i>	64
Position systématique de <i>Tangasaurus</i>	88
L'ordre des Sauriens dans la classe des Reptiles.....	97
Examen de quelques points de morphologie générale.....	108
De quelques autres Reptiles permians de Madagascar.....	119
Forme sans doute voisine des Sauriens	119
Vertèbres appartenant à un Reptile indéterminé	120
Reptile de l'ordre des Dinosauriens	121
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	126

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1^o Adaptation et convergence chez les Mammifères sauteurs.

2^o La flore xérophile de Madagascar,

Vu et approuvé :

Paris, le 13 Mars 1926.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Paris, le 13 Mars 1926.

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

P. LAPIE.

AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

Fig. 1.

Fig. 2. — *Styracosaurus* (Dorsal view). — *Styracosaurus* (Ventral view). — *Styracosaurus* (Lateral view).

Fig. 3. — *Styracosaurus* (Lateral view).

Fig. 4. — *Styracosaurus* (Lateral view).

Fig. 5. — *Styracosaurus* (Lateral view).

Cet échantillon fait partie des collections de l'Université de Chicago.

Fig. 6.

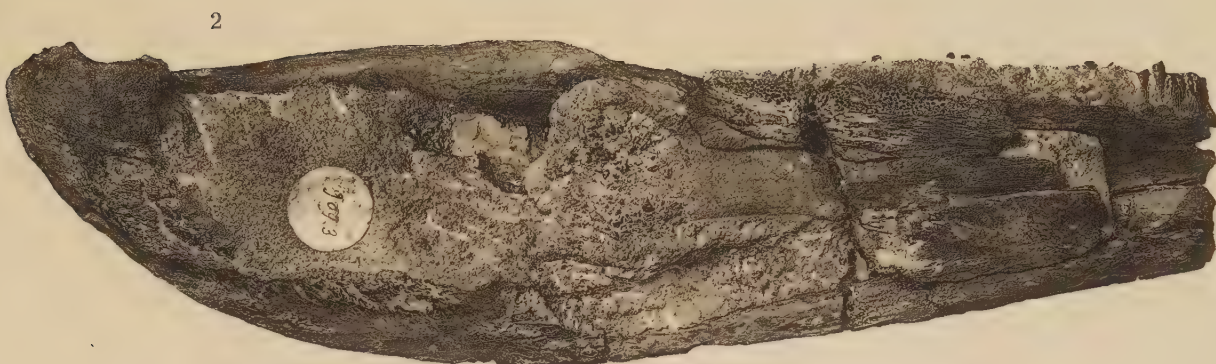
Fig. 7.

AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE I

- Fig. 1. — RHINESUCHUS cf. SENEKALENSIS van Hoepen. — Mâchoire inférieure; côté droit; face externe. 2/3 de la grandeur naturelle.
- Fig. 2. — Même mâchoire inférieure; face interne.
- Fig. 3. — Portion de la même mâchoire inférieure, vue en dessus. Grandeur naturelle.
- Fig. 4. — L'os complémentaire et ses denticules. Grossi deux fois.

Cet échantillon fait partie des collections de Paléontologie du Muséum.



Clichés Cintract.

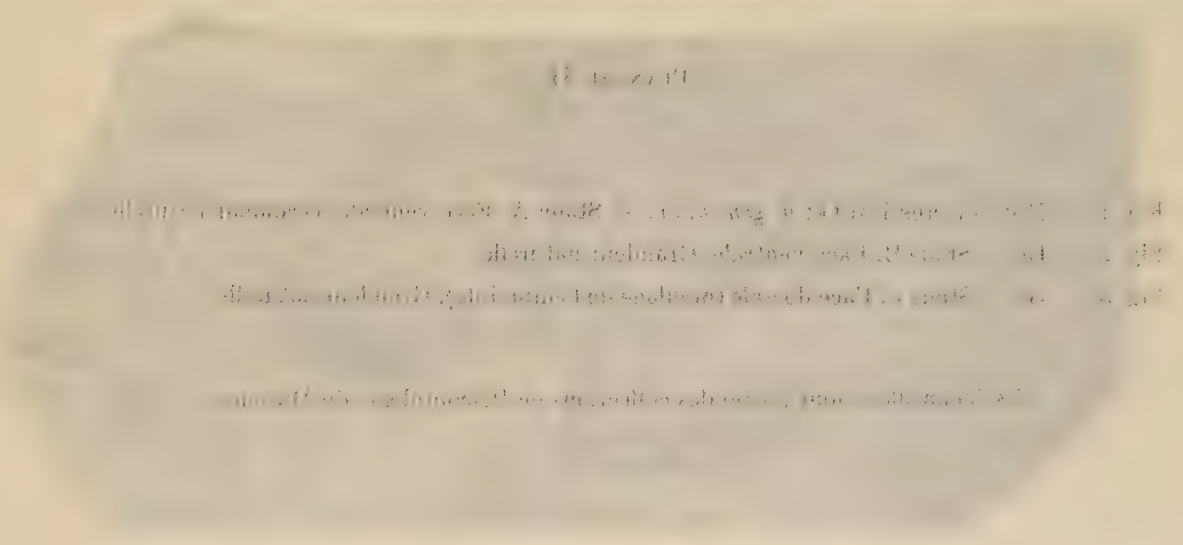
Phototypie Catala frères, Paris.

RHINESUCHUS

Masson et Cie, Éditeurs.



AMPHIBIENS ET REPTILES PERIENS OF MADAGASCAR



AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE II

Fig. 1. — HOVASAURUS BOULEI *n. gen. n. sp.* — Stade A. Face ventrale. Grandeur naturelle.

Fig. 2. — Id. — Stade B. Face ventrale. Grandeur naturelle.

Fig. 3. — Id. — Stade C. Face dorsale (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.

Ces échantillons font partie des collections de Paléontologie du Muséum.



Clichés Citrart.



2



3

Phototypie Catala frères, Paris.

HOVASAURUS

Masson et Cie, Éditeurs.



Fig. 2. — Membre forme. Face dorsale (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.



AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE III

Fig. 1. — HOVASAURUS BOULEI. — Stade D. Face ventrale (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.

Fig. 2. — Même forme. Face dorsale (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.

Ces échantillons font partie des collections de Paléontologie du Muséum.

1



Clichés Cintract.

2



Phototypie Catala frères, Paris.

HOVASAUROS

Masson et Cie, Éditeurs.

PLATE I

PLATE I

- Fig. 1. *Strophomena* sp. (from the collection of the author).
Fig. 2. *Strophomena* sp. (from the collection of the author).
Fig. 3. *Strophomena* sp. (from the collection of the author).
Fig. 4. *Strophomena* sp. (from the collection of the author).
Fig. 5. *Strophomena* sp. (from the collection of the author).

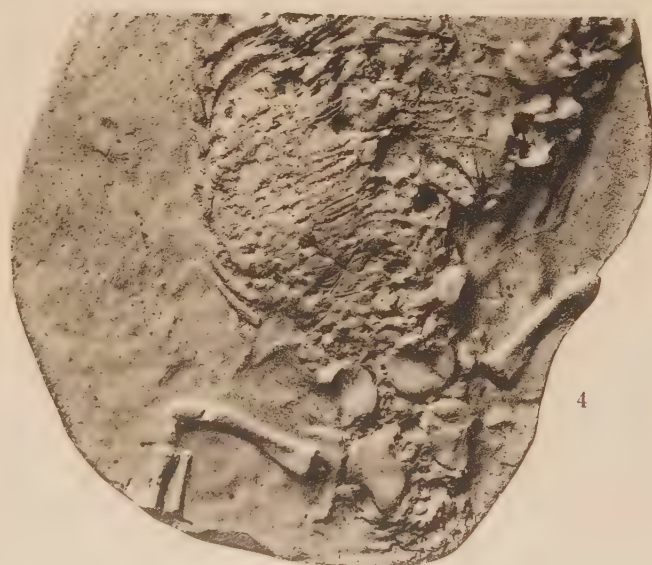
Fig. 6. *Strophomena* sp. (from the collection of the author).

AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE IV

- Fig. 1. — HOVASAURUS BOULEI. — Stade E. Face ventrale (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.
- Fig. 2. — ID. — Empreinte correspondant au moulage précédent.
- Fig. 3. — ID. — Stade C. Région cervicale et ceinture scapulaire (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.
- Fig. 4. — ID. — Stade C. Ceinture pelvienne et fémur (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.

Ces échantillons font partie des collections de Paléontologie du Muséum.



Clichés Cintract.

Phototypie Catala frères, Paris.

HOVASAURUS

Masson et Cie. Éditeurs.

1. M. 12

1. M. 12

ANALYSE DE LA REACTION DE L'AMMONIAC

1. M. 12

On a vu que l'azote de l'air se combine avec l'hydrogène pour former l'ammoniac. Cette réaction est exothermique et se produit à haute température. L'ammoniac est un gaz incolore et inodore, très soluble dans l'eau. Il est utilisé dans l'industrie pour la fabrication d'engrais et de produits chimiques.

On a vu que l'azote de l'air se combine avec l'hydrogène pour former l'ammoniac.

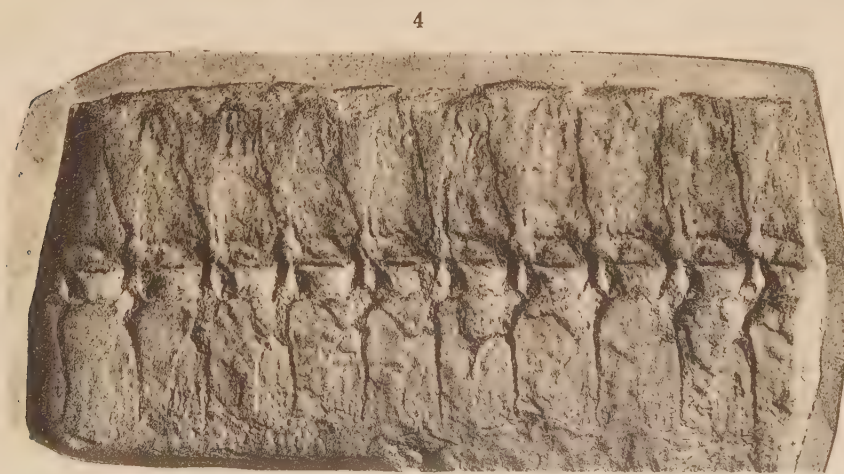
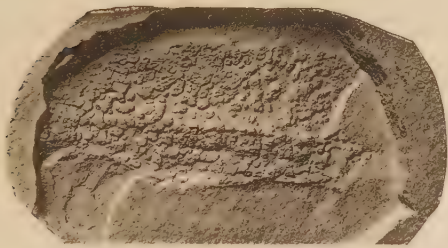


AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE V

- Fig. 1. — TANGASAUROS MENELLI Haughton. — Stade A. Face ventrale (moulage de l'empreinte).
Grandeur naturelle.
- Fig. 2. — ID. — Stade B. Face ventrale (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.
- Fig. 3. — ID. — Portion de tégument (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.
- Fig. 4. — REPTILE INDÉTERMINÉ. — Portion de colonne vertébrale caudale (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.

Ces échantillons font partie des collections de Paléontologie du Muséum.



Clichés Cintract.

Phototypie Catala frères, Paris.

TANGASAUROS

Masson et Cie, Editeurs.

PLAQUE ET REPRÉSENTATION DE LA PLANCHE

Fig. 1.

Fig. 1. — *TANIGASAUROS MENZELI*. — Stade C. Face dorsale (moulage de l'empreinte). 5/6 de la

longueur totale.

Les dimensions sont données en centimètres.



AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE VI

Fig. 1. — **TANGASAUROS MENELLI.** — Stade C. Face dorsale (moulage de l'empreinte). 5/6 de la grandeur naturelle.

Fig. 2. — **Id.** — Face ventrale (moulage de l'empreinte). 5/6 de la grandeur naturelle.

Ces échantillons font partie des collections de Paléontologie du Muséum.



Clichés Cintract.



Phototypie Catala frères, Paris.

TANGASAURUS
Masson et Cie, Éditeurs.

1111

1111

1111

1111

1111

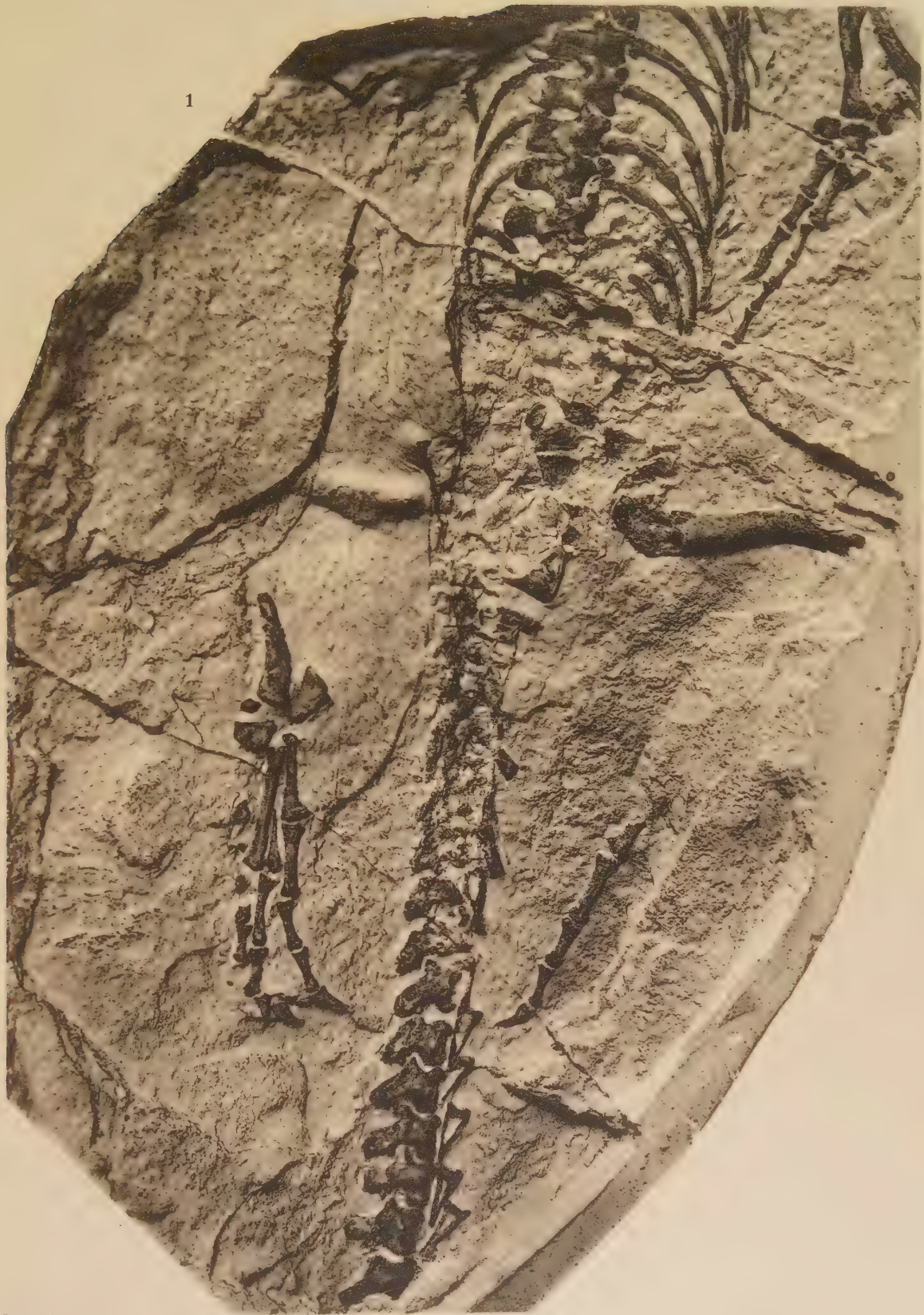
1111

AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE VII

Fig. 1. — TANGASAURUS MENELLI. — Stade D. Face dorsale (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.

Cet échantillon fait partie des collections de Paléontologie du Muséum.



Clichés Cintract.

Phototypie Catala frères, Paris.

TANGASAURUS

Masson et Cie. Éditeurs.

HAJPAJACI 30 DZIMBOI PLITAI TR 2004/11/11A

1871

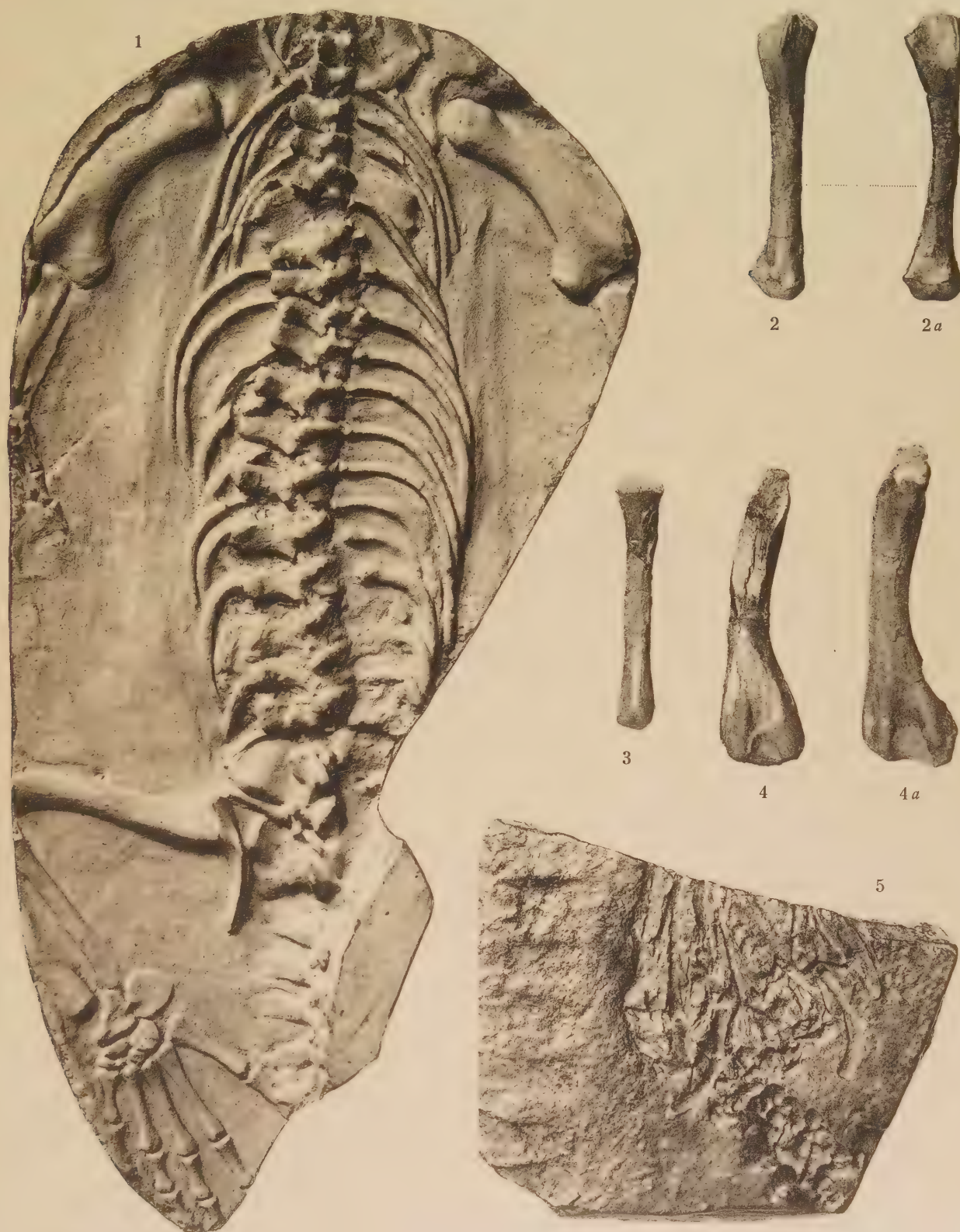
... ..

AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE VIII

- Fig. 1. — **TANGASAUROS MENELLI**. — Stade E. Face dorsale (moulage de l'empreinte). 4/5 de la
grandeur naturelle.
- Fig. 2, 2 a. — **ID.** — Fémur. Grandeur naturelle.
- Fig. 3. — **ID.** — Tibia. Grandeur naturelle.
- Fig. 4, 4 a. — **ID.** — Humérus. Grandeur naturelle.
- Fig. 5. — **ID.** — Voûte palatine. Grandeur naturelle.

Ces échantillons font partie des collections de Paléontologie du Muséum.



Clichés Cintract.

Phototypie Catala frères, Paris.

TANGASAURUS

Masson et Cie. Editeurs.

1917

1917

AMERICAN REPUBLICS OF MADAGASCAR

1917

1917

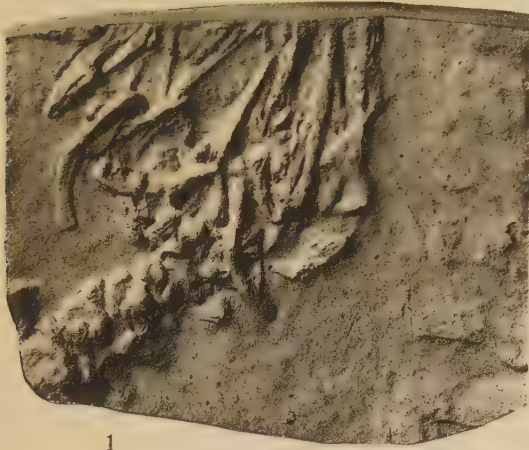
1917

AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE IX

- Fig. 1. — TANGASAUROS MENELLI. — Voûte palatine (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.
Fig. 2. — ID. — Crâne (face supérieure) et région cervicale (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.
Fig. 3. — ID. — Ceinture scapulaire et revêtement ventral. Stade E (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.

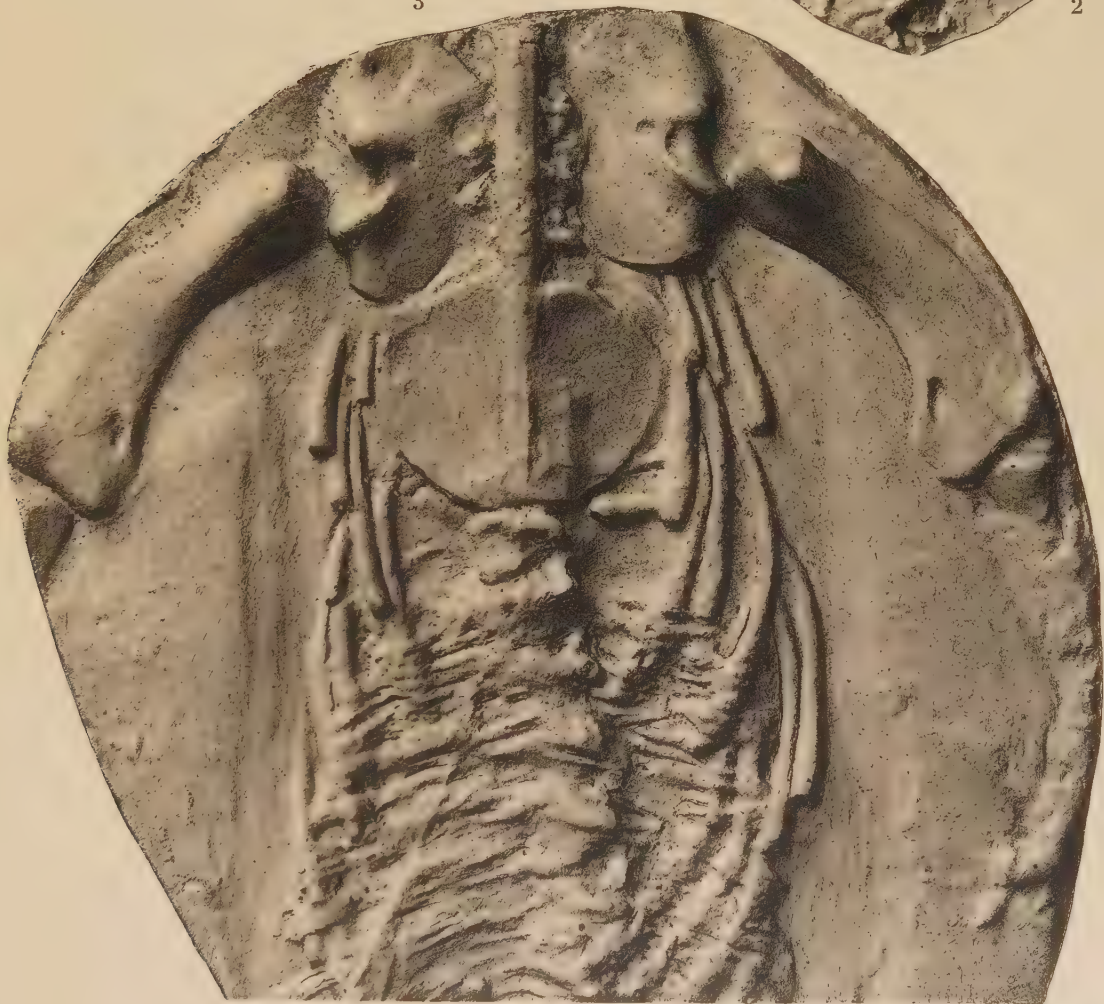
Ces échantillons font partie des collections de Paléontologie du Muséum.



1



2



3

Clichés Cintract.

Phototypie Catala frères, Paris.

TANGASAUROS

Masson et Cie, Éditeurs.

ANATOMIE ET HISTOIRE NATURELLE DE MADAGASCAR

1911, Vol. 41.

Fig. 1. — Région pelvienne et revêtement ventral. Stade 10.

Fig. 2. — Région pelvienne et revêtement ventral. Stade 11.

Fig. 3. — Région pelvienne et revêtement ventral. Stade 12.

Fig. 4. — Région pelvienne et revêtement ventral. Stade 13.

Fig. 5. — Région pelvienne et revêtement ventral. Stade 14.

Fig. 6. — Région pelvienne et revêtement ventral. Stade 15.

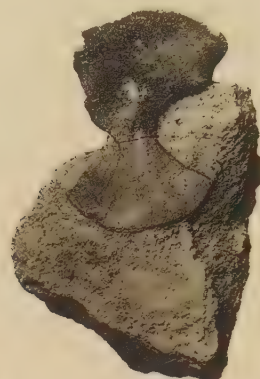
Fig. 7. — Région pelvienne et revêtement ventral. Stade 16.

AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE X

- Fig. 1. — **TANGASAUROS MENELLI**. — Ceinture scapulaire. Stade E. Grandeur naturelle.
Fig. 2. — **ID.** — Scapulo-coracoïde. Grandeur naturelle.
Fig. 3. — **ID.** — Coracoïde. Grandeur naturelle.
Fig. 4. — **ID.** — Avant-bras, carpe et main. Stade E (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.
Fig. 5. — **ID.** — Région pelvienne et revêtement ventral. Stade E (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.

Ces échantillons font partie des collections de Paléontologie du Muséum.



Clichés Cintract.

Phototypie Catala frères, Paris.

TANGASAURUS
Masson & Cie, Éditeurs.

THE JOURNAL OF THE

THE JOURNAL OF THE

THE JOURNAL OF THE

THE JOURNAL OF THE

THE JOURNAL OF THE

THE JOURNAL OF THE

AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE XI

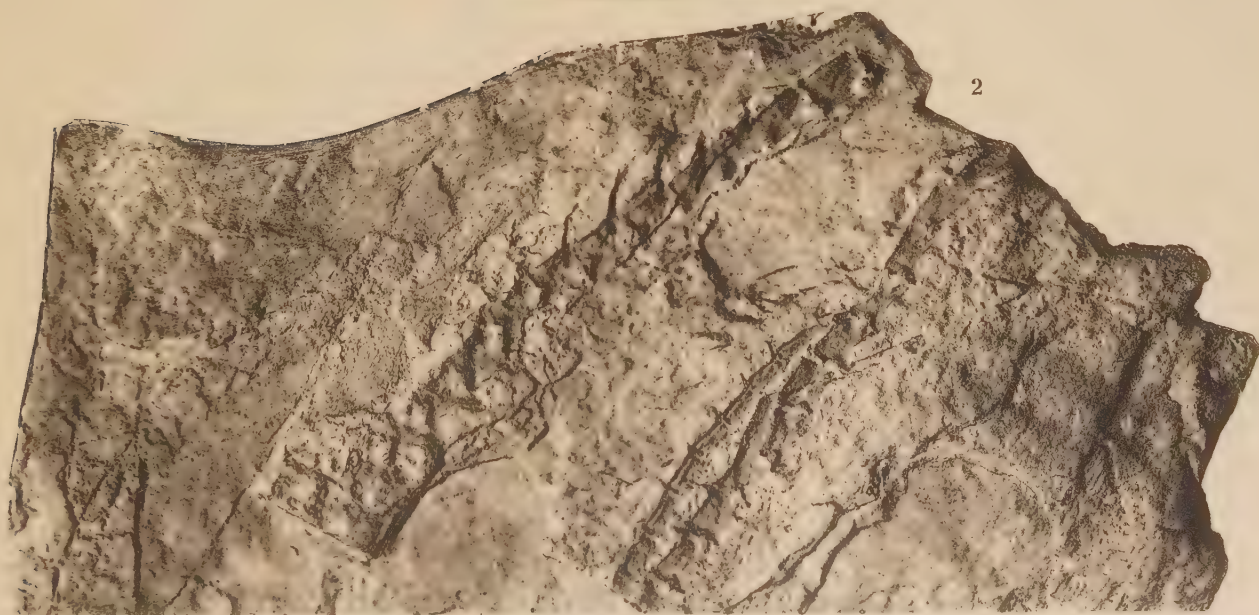
Fig. 1. — **TANGASAUROS MENELLI.** — Membres postérieurs. Stade E (moulage de l'empreinte).
Grandeur naturelle.

Fig. 2. — **Id.** — Vertèbres caudales (moulage de l'empreinte). Grandeur naturelle.

Ces échantillons font partie des collections de Paléontologie du Muséum.



1



2

Clichés Cintract.

Phototypie Catala frères, Paris.

TANGASAURUS

Masson et Cie, Éditeurs.

10. 10. 1911

10. 10. 1911

LES ÉLÉMENTS DE LA MATHÉMATIQUE

CHAP. I.

Mouvement de la Terre - Mouvement de la Lune - Mouvement de l'Étoile Polaire - Mouvement de l'Étoile du Berger - Mouvement de l'Étoile de la Croix - Mouvement de l'Étoile de la Queue - Mouvement de l'Étoile de la Crosse - Mouvement de l'Étoile de la Tête - Mouvement de l'Étoile de la Queue - Mouvement de l'Étoile de la Crosse - Mouvement de l'Étoile de la Tête

LES ÉLÉMENTS DE LA MATHÉMATIQUE

AMPHIBIENS ET REPTILES PERMIENS DE MADAGASCAR

PLANCHE XII

Fig. 1. — *CÆLUROSAURAVUS ELIVENSIS*. — Moulage de l'empreinte. Grandeur naturelle.

Fig. 2. — ? *DATHEOSAURUS* sp. — Moulage de l'empreinte. Grandeur naturelle.

Fig. 3. — *CÆLUROSAURAVUS ELIVENSIS*. — Moulage de l'empreinte. Grandeur naturelle.

Ces échantillons font partie des collections de Paléontologie du Muséum.



Clichés Cintract.



Phototypie Catala frères, Paris.

CÆLUROSAURAVUS, DATHEOSAURUS

Masson et Cie, Éditeurs.

